

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Ekologie



Bc. Lucie Palivcová

Vliv činnosti armády na sukcesi společenstev terestrických členovců v CHKO Brdy
Influence of military disturbances on succession of arthropod communities in Brdy

Diplomová práce

Vedoucí závěrečné práce: RNDr. Robert Tropek Ph.D.

Konzultant: RNDr. Ondřej Sedláček Ph.D.

Praha, 2018

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 13. 08. 2018

Podpis:

Lucie Palivcová

Poděkování

Tímto bych ráda poděkovala všem, kteří mi pomohli s vytvořením této diplomové práce.

Děkuji mému školiteli Robertu Tropkovi za cenné rady a podporu při zpracovávání této diplomové práce a také děkuji mému konzultantovi Ondřeji Sedláčkovi za pomoc zejména při zakládání pokusu.

Velký dík za pomoc se sběrem dat patří jak výše zmíněným, tak celé řadě dalších.

Jmenovitě děkuji Marku Vojtíškovi, Sylvainu Delabye, Mercy Murkwe, Lauře Mlynářové, Yannicku Klombergovi, Sofii Mazzoleni, Davidu Sommerovi, Gabriele Wofkové a Kristýně Petrové.

Za determinaci materiálu děkuji Vlastimilu Růžičkovi (pavouci), Pavlu Potockému (denní a noční motýli), Davidu Sommerovi (brouci), Jakubu Strakovi (žahadloví blanokřídlí), Ondřeji Balvínovi (ploštice) a Petru Kočárkovi (rovnokřídlí). Zvláště pak děkuji Pavlu Potockému za to, že mi byl výborným průvodcem světem určování nočních motýlů.

Děkuji také Miroslavu Jandíkovi za poskytnutí informací o historii dopadových ploch, Bohumilu Fišerovi za umožnění výzkumu na dopadových plochách v Brdech a celkovou podporu projektu a Filipu Tichánkovi za četné rady ohledně statistické analýzy dat.

Nakonec bych chtěla nejvíce poděkovat rodině a všem blízkým za všestrannou podporu po dobu studia i při zpracovávání této práce.

Sběr materiálu byl spolufinancován Agenturou ochrany přírody a krajiny ČR a probíhal v rámci udělených povolení a výjimek.

Abstrakt

Cílem této práce bylo zjistit, jak se v závislosti na intenzitě vojenských disturbancí mění počet druhů, ochránářská hodnota a složení společenstev vybraných skupin blanokřídlých v CHKO Brdy. Na bývalých dopadových plochách Jordán a Tok se dlouhodobým působením vojenských disturbancí vytvořila heterogenní mozaika stanovišť od silně disturbovaných ploch s řídkou vegetací, přes různě zapojené porosty vřesu a brusnic se solitérními dřevinami na středně disturbovaných plochách, až po světlé lesy na dlouhodobě málo narušovaných plochách. Na základě rekonstrukce historie byly obě plochy rozděleny do 4 kategorií s různou intenzitou disturbancí. Bezobratlé živočichy jsem standardizovaně sbírala na 24 studijních plochách (3 plochy pro každou kategorii disturbancí na každé dopadové ploše) v létě 2017 pomocí zemních pastí, žlutých misek a světelných lapačů. Intenzita disturbancí pozitivně ovlivnila druhovou bohatost žahadlových blanokřídlých, dále měla příznivý vliv na ochránářskou hodnotu pavouků, brouků a ploštic. Na druhovou bohatost nočních motýlů měla intenzivní disturbance negativní vliv. Míra disturbance ovlivnila složení společenstev pavouků, nočních motýlů, brouků, blanokřídlého a rovnokřídlého hmyzu. Dále byl zaznamenán převážně pozitivní vliv narušování na výskyt ohrožených druhů bezobratlých. Tyto poznatky mohou přispět k poznání o vlivu disturbance na bezobratlé živočichy, její využití je možné i v ochránářském managementu otevřených typů stanovišť.

Klíčová slova: Disturbance, narušení, oheň, frekvence, intenzita, bezobratlí, členovci, hmyz, vojenský výcvikový prostor, VVP, vřesoviště, Brdy

Abstract

The thesis aims for relationship between military-caused disturbance intensity and species richness, conservation value and composition of arthropods communities in the Brdy Mts. In the Brdy abandoned military area (MTA), a highly heterogeneous habitat mosaic developed by the long-term influence of military disturbances on two shooting areas of Jordán and Tok. The habitats range from strongly disturbed sites with sparse vegetation, through heterogeneous growths of *Erica* and *Vaccinium* in moderately disturbed sites, to sparse woodlands in the least disturbed sites. Based on the shooting areas history reconstruction, 24 study plots of 4 categories of different disturbance intensity were selected in both shooting areas together. Standardized sampling of seven groups of arthropods was performed in summer 2017 by pitfall traps, yellow pan traps, and light traps. More intensive disturbances positively influenced species richness of Aculeates and conservation value of spiders and beetles, but negatively affected species richness of moths. Simultaneously, the intensity of disturbances affected community composition of spiders, moths, beetles, Aculeates and Orthopteroids. Endangered species mostly affiliated to the more intensively disturbed plots. This results should be helpful in understanding of influence of disturbances on arthropod species and in protecting of species resided in open habitats.

Key words: disturbance, fire, frequency, intensity, invertebrates, arthropods, insect, military training area, MTA, heathland, Brdy

Obsah

1. Úvod a cíle práce.....	3
2. Literární rešerše.....	4
2.1. Disturbance a biodiverzita.....	4
2.2. Vojenské výcvikové prostory	5
2.3. Vliv vojenských disturbancí na společenstva bezobratlých živočichů	6
2.4. Vliv ohně na společenstva bezobratlých živočichů otevřených stanovišť	8
3. Materiál a metody.....	11
3.1. Charakteristika studované oblasti.....	11
3.2. Výzkumné plochy	12
3.3. Sběr dat.....	14
3.4. Statistická analýza dat.....	15
4. Výsledky.....	17
4.1. Výsledky lineárních modelů.....	17
4.2. Výsledky ordinačních metod.....	20
5. Diskuze.....	25
6. Závěr.....	30
7. Seznam literatury.....	31

1. Úvod a cíle práce

Disturbance jsou přirozeným jevem ovlivňujícím dynamiku společenstev v mnohých ekosystémech. Ve střední Evropě, stejně jako i jinde na světě, se stal člověk hlavním faktorem způsobujícím narušení prostředí, ať už je způsobuje přímo nebo nepřímo. Řada organismů je na narušeních závislá. Zvláště jsou to druhy otevřených stanovišť – biotopů, které z naší krajiny postupně mizí (Konvička et al. 2005, Pavlikova a Konvička 2012).

Člověkem narušené ekosystémy jsou vnímány jako bezcenné, ale díky adaptacím a dlouhodobému vývoji zdejší fauny a flóry, mohou být některé „zničené“ oblasti velice cenné. V nedávné době byl zjištěn ochranný význam antropogenních stanovišť, což vedlo k nutnosti jejich ochrany a vhodného managementu (Tropek a Řehounek 2012). Na těchto člověkem vytvořených nebo upravených lokalitách našla svá útočiště řada ohrožených druhů bezobratlých, které byly z běžné krajiny vytlačeny zejména homogenizací krajiny a dalšími vlivy intenzivního zemědělství. Jedním takovým stanovištěm jsou vojenské výcvikové prostory, kde činnost armády a absence současného intenzivního zemědělství daly vzniknout ochranně cenným lokalitám, jak jsou i bývalé dopadové plochy dnešní CHKO Brdy. Dopadové plochy byly po desetiletí vystaveny více či méně intenzivním disturbancím způsobeným ohněm a dopady munice. Na plochách vznikla heterogenní mozaika stanovišť, převážně utvářená vrchovištními vřesovišti, přes rašeliniště až po světlé lesy.

Multitaxonových studií zaměřujících se na vliv vojenských disturbancí na bezobratlé živočichy není mnoho, zvláště z oblasti střední Evropy. Výsledky této studie by mohly přinést zajímavé poznatky vlivu intenzity disturbance na bezobratlé živočichy v Brdech nebo i v obecnějším měřítku. Dále tyto výsledky budou užitečné k plánování ochranného managementu v CHKO Brdy nebo i v jiných oblastech.

Na bývalých dopadových plochách v Brdech byl studován vliv intenzity disturbancí na společenstva terestrických členovců. Zvláštní důraz byl přitom kladen na výskyt a abundance ohrožený druhů.

Cíli této diplomové práce je

- 1) zjistit, zda intenzita disturbancí ovlivňuje druhovou bohatost a ochrannou hodnotu analyzovaných skupin bezobratlých živočichů,
- 2) zjistit, zda intenzita disturbance ovlivňuje složení zkoumaných společenstev bezobratlých,
- 3) určit, jaké charakteristiky prostředí ovlivňují společenstva bezobratlých,
- 4) vyvodit možná doporučení pro budoucí management stanovišť v CHKO Brdy.

2. Literární rešerše

2.1. Disturbance a biodiverzita

Environmentální stres je významným faktorem utvářející složení společenstev. Omezuje totiž schopnost přežití či rozmnožování jedince na dané lokalitě. Za stres lze považovat například nepříznivé sucho či vysoký výskyt toxických látek v půdě (Kolář a kol. 2012). Disturbance jsou určitým druhem stresu a lze je definovat jako „*náhlé a víceméně opakované vnější narušení biotopu*“ (Sádlo a kol. 2008) nebo jako náhlou událost, která odstraňuje některé jedince z daného prostředí (Kolář a kol. 2012). Disturbance mohou nabývat různých intenzit od těžkých narušení až po lehká ovlivnění ekosystému, mohou probíhat jednorázově nebo i dlouhodobě. Konkrétně to mohou být narušení způsobená faktory abiotickými, jako jsou vichřice, sesuv půdy nebo oheň. Biotické disturbance jsou následkem činnosti živého organismu (Kolář a kol. 2012). Příkladem takového narušení je sešlap či okus vegetace, vykácení lesa nebo narušení půdy průjezdem vozidla.

Disturbance jsou nedílnou součástí přírody a krajiny. Některé druhy jsou na režimu určitého narušování v podstatě závislé (Warren a Buttner 2008a). Řada druhů je adaptována na opakované disturbance a pro své přežití vyžadují disturbované či otevřené biotopy s malým nebo nízkým vegetačním pokryvem (Primack a kol. 2011).

V holocénu došlo ve střední Evropě vlivem klimatických změn k přeměně vegetace. Původně otevřená krajina začala postupně zarůstat řídkým lesem. S příchodem člověka se zavedený režim přirozených narušení značně proměnil, avšak společenstva organismů se dokázaly činnosti člověka přizpůsobit. Bez vlivu člověka, který díky svému extenzivnímu hospodaření udržoval rozsáhlá bezlesí, by nejspíše zanikla celá řada organismů závislých na otevřených stanovištích (Sádlo a kol. 2008). Středoevropská krajina se stále více odlesňovala a to až do období 18. – 19. století, kdy dochází k zarůstání či záměrnému zalesňování některých neúživných oblastí. Již z první poloviny 19. století jsou první doklady o lokálním vymírání druhů bezlesí (Konvička a kol. 2005). Člověk svým jednáním zabraňuje řadě přirozených disturbancí, jako jsou záplavy, eroze a požáry, čímž zamezuje působení přírodních disturbancí a tvorbě otevřených stanovišť (Gazenbeek 2006). Další úbytek počtu druhů má za vinu rozvoj průmyslu, zhušťování lidského osídlení, přeměna biotopů na pusté stromové plantáže a zejména intenzifikace zemědělství (Konvička a kol. 2005). Spojení jemné krajinné mozaiky různě využívaných ploch do obřích lánů a chemická zátěž je v současné době asi největší nebezpečí ohrožující společenstva bezobratlých otevřených biotopů (Konvička a kol. 2005). Jak odstraňování přirozených disturbancí na jedné straně,

tak velice intenzivní antropogenní disturbance na straně druhé, oboje vede k úbytku druhů otevřených stanovišť. Pro zachování biodiverzity bylo třeba zříditi chráněné oblasti s vhodným managementem, kde lze tyto organismy alespoň částečně od nepříznivých vlivů ochránit.

Nezasvěcení lidé se domnívají, že nejlepším managementem pro oblasti hodné ochrany je ponechat tyto plochy bez jakéhokoli zásahu člověka. To však nelze aplikovat na biotopy, kde již člověk narušil základní přírodní procesy nebo tyto místa po staletí udržoval, a proto zde ony ekosystémy vůbec vznikly. Právě zvolení vhodného managementu o dané stanoviště je jednou z nejdůležitějších věcí při jeho ochraně (Primack a kol. 2011).

Někdy mohou být místa bez zvláštní ochrany, která jsou výrazně ovlivněná lidskou činností, považované za bezcenné či zničené. Překvapením bylo zjištění, že i takto negativně vnímané oblasti jsou výjimečné, co se ochranné hodnoty týče. Řeč je o postindustriálních stanovištích, jako jsou například opuštěné nebo i činné lomy a pískovny, výsypky, odkaliště, chátrající stavby nebo vojenská cvičiště (Tropek et al. 2010, Tropek a Řehounek 2012, Warren et al. 2007). Tato člověkem vytvořená stanoviště často splňují potřeby ohrožených živočichů, kteří zde nacházejí optimální podmínky pro rozmnožování a dlouhodobé přežívání životaschopných populací. Na území těchto antropogenních biotopů vznikla sukcesně mladá stanoviště, jako např. plochy obnaženého substrátu, řídké vegetace a krátkostébelné stepi. Důležitým faktorem je celková neúživnost prostředí těchto biotopů, která znesnadňuje spontánní sukcesi a dlouhodobě tak udržuje otevřené typy stanovišť (Tropek a Řehounek 2012).

2.2. Vojenské výcvikové prostory

Vojenské výcvikové prostory (VVP) jsou oblasti sloužící k výcviku ozbrojených sil. Trénují se zde například střelby z dělostřeleckých a protitankových zbraní, pozemní bojové střelby, trhání ženijní či nevybuchlé munice nebo i letecké bombardování (Roušal a kol. 2006).

Vojenské výcvikové prostory jsou rozšířeny po celém světě a rozkládají se asi na 50 milionech hektarů suchozemského povrchu (Zentelis a Lindermayer 2015). V České republice se rozloha VVP od roku 1991 snižuje (MO ČR 2005) Důvodem je snížení počtu cvičených vojáků a z toho vyplývající nevyužitelnost těchto prostorů. V zemích jako USA, Austrálie nebo Rusko rozloha VVP naopak roste (Zentelis a Lindenmayer 2015)

Dříve byly vojenské výcvikové prostory (VVP) vnímány jako bezcenné nebo dokonce zničené kusy krajiny, ale později se zjistilo, že opak je pravdou. Vlivem

antropogenní činnosti zde vznikly jedny z nejvzácnějších území v dané oblasti a ČR není výjimkou (Gazenbeek 2005, Roušal a kol. 2006). Vojenské výcvikové prostory jsou významné přítomností cenných biotopů, hostí široké spektrum druhů a jsou často významnými refugii ohrožených druhů (Warren et al. 2007, Havlík 2014, Cizek et al. 2013, Reif et al. 2011, Warren a Buttner 2008b, Voska 2017).

Studie zabývající se problematikou ohrožených druhů VVP pochází převážně z Evropy nebo ze Severní Ameriky. Je známo, že aktivní nebo i bývalé vojenské výcvikové prostory patří mezi významné botanické oblasti (Cizek et al. 2013), vzácná stanoviště ptáků (Reif et al. 2011), jsou vyhledávanými biotopy obojživelníků (Warren a Buttner 2008b) a plazů (Voska 2017) a v neposlední řadě jsou důležitými útočišti pro hmyz (např. Cizek et al. 2013, Kim et al. 2015).

Warren et al. (2007) tvrdí, že vysoký počet druhů se zde nachází díky různorodosti disturbancí, které danou oblast ovlivňují. Vojenská narušení vytváří velice heterogenní mozaiku stanovišť, kde si najde vhodný habitat celá řada druhů. Disturbance působí v různé intenzitě, síle, periodicitě i formě (Warren et al. 2007). Typické disturbance pro VVP jsou pojezdy těžkou vojenskou technikou, výbuchy munice a zejména požáry, které vznikají jako vedlejší produkt střelb. Absence intenzivního zemědělství, tudíž nepřítomnost chemikálií a hnojiv používaných v zemědělství a určitá zachovalost biotopů, může také přispívat k druhové bohatosti VVP (Reif et al. 2011, Gazenbeek 2005, Kim et al. 2015). Navzdory vzácnosti biotopů a organismů obývajících vojenské újezdy, jsou stále VVP ve světě nedoceny a jejich hodnota často není známa (Zentelis a Lindermayer 2015, Gazenbeek 2005).

2.3. Vliv vojenských disturbancí na společenstva bezobratlých živočichů

Podrobných studií o vlivu vojenských disturbancí na společenstva hmyzu neexistuje mnoho. Jejich výsledky poukazují na pozitivní vliv disturbancí na společenstva hmyzu (Cizek et al. 2003, Harabiš a Dolný 2018, Kim et al. 2015, Smith 2002, Warren a Buttner 2008a, Zografou 2017).

Vysoký význam vojenských výcvikových prostorů pro biodiverzitu hmyzu ukázaly zejména rozsáhlé studie srovnávající společenstva činných či opuštěných VVP a ohrožených stanovišť. Všechny studie potvrzují druhovou bohatost VVP a jejich ochrannou hodnotu (Cizek et al. 2003, Harabiš a Dolný 2018, Kim et al. 2015). Cizek et al. (2003) a Kim et al.

(2015) se zaměřili na diverzitu denních motýlů. Cizek et al. (2003) porovnávali společenstva denních motýlů 41 vojenských výcvikových prostorů a 125 chráněných území v ČR, konkrétněji v národních přírodních rezervacích a národních přírodních památkách. Kim et al. (2015) srovnávali společenstva VVP, sekundárního a primárního lesa v Koreji. Harabiš a Dolný (2008) studovali bohatost sladkovodních ekosystémů, přesněji vážek a motýlic. Srovnávali společenstva dvou činných (Hradiště, Libavá) a ve dvou bývalých VVP (Brdy, Ralsko) s okolními lokalitami, které patřily mezi nejčennější sladkovodní biotopy v daném regionu (Harabiš a Dolný 2018). Sběr dat studií výše byl prováděn časově omezeným aktivním odchytom nebo jen zaznamenáváním druhů dospělých stádií hmyzu (Cizek et al. 2003, Harabiš a Dolný 2018, Kim et al. 2015). Ve všech třech případech bylo složení společenstev VVP a lokalit mimo VVP odlišné.

Druhová bohatost motýlů byla prokazatelně vyšší ve VVP v obou případech (Cizek et al. 2003, Kim et al. 2015). Vojenské výcvikové prostory v Koreji hostili více ohrožených druhů, oproti tomu v ČR bylo více ohrožených motýlů zaznamenáno na chráněných územích (Cizek et al. 2003). Vojenské disturbance v Koreji uchovaly více otevřených biotopů a s nimi i vyšší počet druhů i vyšší abundance motýlů, než tomu bylo v zachovaném primárním lese. Tam nebyl nalezen žádný z celkem zjištěných 14 ohrožených druhů (Kim et al. 2015). Ve VVP byly travnaté stepi prokazatelně více zastoupeny než v primárním lese, avšak ve druhé lokalitě nebyl přítomen ani jeden z pěti lesních ohrožených druhů (Kim et al. 2015).

Motýli ve vojenských výcvikových prostorech v ČR byly spíše generalisté a druhy preferující disturbovanou krajinu, v chráněných územích se nacházeli specialisté vzácných biotopů, jako jsou mokřady a teplomilné trávníky (Cizek et al. 2003). Studie vážek a motýlic ukazovala opačný jev, kdy ve vojenských prostorech žili druhy, které se specializují na nenarušené a zachovalé biotopy, na okolních lokalitách byly nalezeny druhy vázané na narušená stanoviště (Harabiš a Dolný 2018). Diverzita vážek a ochránářská hodnota byla srovnatelná mezi oběma typy studovaných lokalit (Harabiš a Dolný 2018). Rozdíly ve složení společenstev vážek jsou nejspíš způsobeny tím, že vodní habitaty, ve kterých se vyvíjejí larvy, jsou čistší a zachovalejší ve VVP a naopak v okolní krajině jsou sladkovodní habitaty narušeny antropogenními aktivitami, proto zde žijí druhy adaptované na narušené biotopy (Harabiš a Dolný 2018). Za vyšší diverzitu motýlů ve VVP je odpovědná vyšší heterogenita stanovišť (tudíž i velká nabídka různých habitatů) avšak chráněné oblasti mají více zachované biotopy (Cizek et al. 2003). Všechny tři studie prokázaly, že VVP jsou významné svým významem pro biodiverzitu a jsou srovnatelné nebo i hodnotnější než řada chráněných oblastí. Studie zabývající se širším spektrem skupin

bezobratlých ve VVP nebyly zatím publikovány, a proto by tento výzkum vlivu vojenských disturbancí v Brdech mohl přinést nové poznání této problematiky.

Studii o biologii jednotlivých ohrožených druhů v závislosti na vojenských disturbancích existuje rovněž jen několik (např. Smith 2002, Warren a Buttner 2008a, Zografou 2017). Podobné znalosti jsou však potřebné pro zvolení vhodného managementu, aby byly populace těchto druhů zachovány. Ohrožené druhy jako modrásek *Lycaeides melissa samuelis*, babočka *Speyeria idalia idalia*, saranče modrokřídla (*Oedipoda caerulescens*) nebo svižník zvrhlý (*Cicindela hybrida*) jsou atraktivními druhy, které potřebují určitý disturbanční management (Smith 2002, Warren a Buttner 2008a, Zografou 2017).

Populace modráska *Lycaeides melissa samuelis* ve vojenském výcvikovém prostoru ve Wisconsinu začaly ubývat nejspíš vlivem potlačení disturbancí a požárů a následným úbytkem vhodných biotopů (Smith 2002), podobně jako populace babočky *Speyeria idalia idalia* v americké Pensylvánii (Zografou 2017). Autoři zjistili, že vyšší abundance housenek modrásků a jejich živné rostliny lupiny (*Lupina perennis*) se vyskytovaly na místech, která byla narušována pojezdem vozidel. Na disturbovaných místech bylo menší zastoupení keřů a stromů (Smith 2002). Na populaci babočky mělo příznivý vliv působení vojenských disturbancí a ohně (Zografou 2017). Druhy jako saranče modrokřídla (*Oedipoda caerulescens*) nebo svižník zvrhlý (*Cicindela hybrida*) jsou typičtí zástupci hmyzu, kteří jsou závislí na disturbovaných habitatech (Warren a Buttner 2008a). Autoři studie zkoumali preference druhů na škále různých disturbancí. Data ze čtyř německých VVP dokládají, že oba ohrožené druhy vyhledávají silně či středně narušovaná stanoviště – oba druhy byly signifikantně pozitivně ovlivňovány rozsahem povrchové disturbance a negativně množstvím vegetačního pokryvu (Warren a Buttner 2008a). Pozorování mají jednotný závěr - všechny zkoumané druhy byly přímo závislé na středních až silných disturbancích (Smith 2002, Warren a Buttner 2008a, Zografou 2017). Tyto studie zkoumají vliv disturbance s omezením pouze na cílové druhy, k poznání vlivu narušování na celá společenstva přispěje výzkum prováděný v rámci této diplomové práce.

2.4. Vliv ohně na společenstva bezobratlých živočichů otevřených stanovišť

Zatímco studií zabývajících se působením ohně na biodiverzitu nelesních stanovišť je celá řada, vlivu vojenských disturbancí se nevěnuje velké množství výzkumů. Ve vojenských výcvikových prostorech je oheň jedním z hlavních faktorů utvářející biotopy, proto se

mu zde budu věnovat podrobněji. Oheň, jako přirozený disturbační faktor, udržuje bezlesí a může být využit i jako vhodný management k utváření či udržování otevřených biotopů (Girringham 1985, Valkó et al. 2016, Swengel 2000).

Oheň je faktor ovlivňující celou řadu ekosystémů od travinných společenstev po lesní porosty. (Anderson 1984, Moretti 2004). Mezi přímé dopady požárů patří náhlé odstranění biomasy, prosvětlení porostu, uvolnění živin a zahubení části jedinců všech trofických úrovní, ty nepřímé jsou například změny mikroklimatu, změny vodního režimu nebo změny složení společenstev potlačením některých hojných druhů.

Jak výrazně bude ekosystém požárem narušen, závisí hlavně na době expozice ohni. Průběh požáru a velikost jeho následků ovlivňuje například frekvence požárů, roční období, množství přítomné biomasy, vlhkost či klimatické podmínky (Warren et al. 1987, Andersen a Muller 2000, Chambers a Samways 1998). Plošný rozsah požáru zase ovlivňuje rychlost následné rekolonizace organismy (Valkó et al. 2016).

Dlouhodobé vystavení občasným požárům dalo vzniku společenstvům, která se na vliv ohně adaptovala, a jsou schopna přežít, nebo dokonce vyžadují pro přežití svých populací, požární disturbance (Zografou 2017, Evans 1984).

Oheň vytváří a udržuje otevřená stanoviště, která vyhledává celá řada druhů bezobratlých živočichů, i když jejich jedincům může oheň spíše škodit. Avšak někteří se dokáží s daným narušením lépe vyrovnat. Pro rostliny to může být schopnost zmlazování nebo rychlé klíčení semen po požáru, živočichy ochrání schopnost pohybu nebo úkryt v zemi. To umožňuje bezobratlým přežít i tak ničivého narušení, jakým je požár a s ním spojené vysoké teploty. Bezobratlí živočichové, kteří nemají křídla a nežijí v půdě, jsou požáry často zahubeny. Druhy co se ukryjí dostatečně hluboko v půdě, nebudou vystaveny tak vysokým teplotám jako na povrchu (Branson a Vermeire 2007). Pokud živočichové požár přečkají, potýkají se s jeho následky a s překážkami ovlivňující jejich další přežití. Požár změnil půdní podmínky, dojde k proměně vegetace sloužící k obživě bezobratlých (Davies et al. 2014). Se ztrátou vegetace dochází ke změně vlhkostních, tepelných i světelných podmínek na daném biotopu a k celkovému úbytku habitatů (Haysom a Coulson 1998).

Po požáru dochází také k proměně složení společenstva, každá skupina bezobratlých nebo i každý druh má jiné nároky na prostředí (Davies et al. 2014, Hansen 1986, Paramenter et al. 2011, Radford a Andersen 2012, Greenslade a Smith 2010). Většina studií popisuje okamžitý úbytek abundancí i druhové bohatosti bezobratlých bezprostředně po požáru. Děje se tak vlivem přímé mortality nebo snížením množství nik. Například studie z oblasti Velké

pánve v Utahu potvrzuje celkový úbytek druhů bezobratlých (Hansen 1986). Radford a Andersen (2012) zjistili okamžitý pokles abundancí po ohni ve vlhké savaně na Pobřeží Slonoviny a to u pavouků, brouků, motýlů, polokřídлых a dvoukřídлых. Ovlivněná diverzita i početnost společenstva bezobratlých přetrvává ještě několik měsíců nebo i let vlivem změn vegetace (Gimingham 1985), jindy se může navrátit do původního stavu již po dvou týdnech po požáru (Hansen 1986). Některá společenstva nejsou požárem vůbec ovlivněna, co se týče celkového počtu druhů. Příkladem mohou být společenstva rovnokřídлых z australské savany, která si zachovala stejnou abundanci před požárem i po něm (Radford a Andersen 2012). Příčinou úbytku bezobratlých na lokalitě bývá mortalita způsobená požárem nebo opuštění stávajícího habitatu (Diniz et al. 2011).

Většina studií se zabývá poměrně krátkodobým vývojem bezobratlých po požáru a jejich výsledky se různí. Ve většině případů bývají společenstva druhově bohatší následující vegetační období. Nárůst počtu druhů zaznamenali například Parmenter et al. (2011) na suchých travinných společenstvech v Novém Mexiku, oproti tomu Valkó et al. (2016) studující stejnonožce, pavouky a brouky maďarských luk, nezaznamenali změny v druhové bohatosti a v abundanci týž rok po požáru. Dlouhodobější studie přinášejí zajímavější poznatky o vývoji společenstev. Force (1981) zjistil, že se početnost i abundance hmyzu v kalifornském chaparralu první rok po požáru navýší, v roce druhém již dochází k úbytku diverzity i početností hmyzu.

Frekvence požárů, tedy počet požárů za určitou dobu, je také jeden z faktorů ovlivňujících společenstva, a souvisí s reakcí společenstva po požáru. Na často vypalovaných místech, jsou dlouhodobě zachována ta nejranější stádia sukcese. Některé druhy taková stanoviště vyhledávají, ale někdy může časté vypalování, tedy každé 1 až 3 roky, vést k negativním účinkům na diverzitu společenstev, jako tomu bylo například při studiu australských členovců (York 1999) nebo u brazilských populací motýlů (Diniz et al. 2011).

Se zvyšující se frekvencí požárů se mohou počty druhů a jejich abundance naopak zvýšit. Dokládají to studie bezobratlých ze švýcarských Alp (Moretti et al. 2002, 2004) i z dalších Orgeas a Andersen 2001, Prado et al. 2010, Joubert et al. 2016, Chambers a Samways 1998) nebo frekvence požárů nemusí mít na celkové početnosti či počtu druhů žádný vliv (Newton et al. 2016). Pozitivní či žádný vliv je důkazem dokonalého přizpůsobení bezobratlých na narušení způsobované ohněm, ať už se jedná o adaptace umožňující přežití ohně nebo úspěšné osidlování narušených biotopů (Siemann et al. 1997, Andersen a Müller

2000). Většina studií pochází z biotopů, které jsou často vystaveny přirozeným požárům a tak lze očekávat pozitivní vliv frekvence požárů na společenstva organismů.

Frekvence požárů vždy ovlivňovala složení společenstev bezobratlých (Moretti et al. 2002, 2004, Joern 2005, Joubert et al. 2016, Chambers a Samways 1998, Collins 2000, Manwaring et al. 2015). Některé druhy obývaly výhradně místa s danou frekvencí požárů, jiné se nacházely napříč všemi disturbačními režimy (Joubert et al. 2016, Collins 2000). Ve studii Moretti et al. (2004) bylo na místech vypalovaných každý rok zjištěno více vzácných nebo ohrožených druhů než na pravidelně nevypalovaných místech. Panzer (2002) studující malé a fragmentované populace hmyzu na ve Wisconsinu došel k závěru, že i malé populace jsou schopné dříve či později obnovit své početnosti z nevypálených refugií. To je v mírném rozporu s tvrzením, že pro vzácné druhy nejsou časté požáry vhodným managementem. Opakované disturbance mohou totiž znesnadnit přežití nepočetných a málo pohyblivých populací, proto se příliš nedoporučuje při ochraně vzácných druhů (Diniz et al. 2011). Vliv frekvence požárů na hmyz je velice individuální, vždy záleží na dalších faktorech. Vývoj abundancí bezobratlých ovlivňovalo podloží (Radford a Andersen 2012), diverzitu střešníkovitých ovlivňovalo spíše období vypalování a topografie (Cook a Holt 2006). Celkově je vliv frekvence požárů na bezobratlé živočichy prostudován hlavně v savanách a prériích, o vlivu na ekosystémy v Evropě toho není moc známo. Věřím, že výzkum v rámci této diplomové práce přinese nové poznatky o evropských společenstvech hmyzu.

3. Materiál a metody

3.1. Charakteristika studované oblasti

Brdská vrchovina (zkráceně Brdy) je pohoří rozkládající se ve středních Čechách. Táhne se asi 80 kilometrů severovýchodním směrem od Prahy. Nejvyšším vrcholem je Tok s výškou 865 m n. m. Průměrný úhrn srážek se pohybuje od 550 mm v nižších až po 800 mm ve vyšších polohách a průměrná roční teplota se pohybuje od 8,3 °C v nižších polohách, výše položené oblasti mají roční teplotní průměr přibližně 5,5 °C (Cílek a kol. 2015).

Po dlouhá léta zůstala tato oblast, až na pár pravěkých osad, bez povšimnutí člověka. Až s příchodem novověku a průmyslu dochází k vyššímu osidlování okolí Brd, zvýšené těžbě nerostných surovin a hlavně dřeva. V tomto období zde vznikají také menší usedlosti a hájovny a s nimi bezlesé plochy v podobě luk a drobných polí. Od roku 1830 se zde začal

ve větší míře vysazovat smrk, což vedlo k úbytku původních lesů (Cílek a kol. 2015). I přes to zde zůstalo několik lokalit hodných ochrany. Roku 1926 byl v oblasti středních Brd vyhlášen vojenský prostor, který po dlouhá desetiletí sloužil jako vojenské cvičiště, a to až do roku 2016, kdy byla vyhlášena CHKO Brdy. Působení vojenské techniky způsobovalo silné a často destruktivní disturbance, což vytvořilo cenné otevřené typy stanovišť, jako jsou zdejší sekundární vřesoviště.

3.2. Výzkumné plochy

Pro studii vlivu disturbance na společenstva bezobratlých jsme vybrali právě bývalé dopadové plochy Jordán a Tok. Obě dopadové plochy byly v průběhu let 1928–1929 vykáceny a jejich rozměry se pohybovaly okolo 400 ha. Od roku 1930 na nich probíhala různě intenzivní cvičení armády, včetně letectva a dělostřelectva. Dopady letecké a dělostřelecké munice narušovaly podloží a vegetační pokryv, vznikaly hluboké i mělké krátery a často došlo k lokálním nebo i rozsáhlejším požárům (Cílek a kol. 2015). Tyto disturbance zabráňovaly přirozené sukcesi vegetace a tak se zde zachovala rozsáhlá vrchovištní vřesoviště, rašeliniště a světlé lesní porosty.

Míra vojenských disturbance byla v jednotlivých letech na stejných místech dopadových ploch obdobně intenzivní (Miroslav Jandík, osobní sdělení). K dispozici jsou podrobné údaje o požárech v letech 2002–2015 (VHJ Jince 2015) a analýza požárů na dopadových plochách (Sedláček a kol. 2015). Na dopadové ploše Jordán hořelo méně často a požáry byly menšího rozsahu než na Tok. Mezi lety 2002 a 2015 bylo zaznamenáno na Jordánu celkem 8 požárů rozsáhlejších než 1 ha, z toho byl pouze jeden rozlehlejší než 10 ha. Za stejné období bylo na Tok zaznamenáno celkem 21 požárů s rozsahem větším než 1 ha, z toho bylo 9 požárů s rozsahem vyšším než 10 ha, v některých případech shořelo i 100 ha (Sedláček a kol. 2015, VHJ Jince 2015). Většina požárů byla lokalizována v blízkosti vojenských terčů. Poslední zaznamenaný požár větší než 1 ha je evidován na Jordánu i na Tok v roce 2010. Z leteckých snímků je patrné, že na Jordánu probíhá sukcese o poznání rychleji než na Tok. Hlavním důvodem je bříza bělokorá, která se rychle šíří na Jordánu, nikoliv však na Tok. Na obou dopadových plochách najdeme dominantní porosty vřesu, borůvek, brusinek, trávy, vzrostlé náletové dřeviny i mokřadní vegetaci. Charakteristické jsou jámy vzniklé po dopadech munice. Tyto krátery bývají více či méně zaplněny vodou, ve vlhčích oblastech v nich dochází k růstu vodní a mokřadní vegetace, včetně rašeliníku.



Obrázek 1: Na snímku jsou části dopadových ploch Jordán a Tok v Brdech s různou intenzitou vojenských disturbancí – od stanovišť vystavených nejsilnější intenzitě disturbancí v bezprostředním okolí vojenských terčů (I. - vlevo nahoře), přes střední intenzitu disturbancí (II. a III. - vpravo nahoře a vlevo dole) až po plochy výrazně nenarušované od odlesnění na konci 20. let (IV. - vpravo dole).

Nejprve jsem se pokusila zrekonstruovat historii jednotlivých ploch, a to podle historických leteckých snímků (ortofotosnímky od roku 1938 do roku 2016; internetové zdroje: www.mapy.cz, www.google.maps.cz, www.kontaminace.cenia.cz, www.lms.cuzk.cz; Google Earth Pro, ČÚZK), záznamů o požárech místních vojenských hasičů (VHJ Jince 2015) a z dalších zdrojů (zejména osobní informace od velitele vojenské hasičské jednotky Miroslava Jandíka). Na základě analýzy těchto dat byly na dopadových plochách rozlišeny čtyři kategorie ploch s různě intenzivními disturbancemi (Obr. 1). Poté byly z těchto oblastí vybrány ty nejvhodnější a byly použity pro umístění studijních ploch. Místa s nejintenzivnějším narušováním, která byla blízko střeleckých terčů a byla téměř každoročně (až do roku 2010) vystavena intenzivní disturbanci a požárům (I.), až po místa málo a nejméně disturbovaná, tzn. místa, která byla od vykácení dopadové plochy roku 1929 ponechána spontánní sukcesi (IV.). Poté jsme na obou dopadových plochách vybrali 3 studijní plochy od každé ze 4 kategorií tak, abychom nejlépe pokryli heterogenitu stanovišť v rámci daných kategorií (Obr. 1). Celkem jsme tak získali 24 studijních ploch velkých jako kruh o poloměru 25 metrů. Plochy byly od sebe vzdáleny od 15 do 200 metrů.

3.3. Sběr dat

Na všech studijních plochách probíhal sběr materiálu pomocí zemních pastí (plastový kelímek, průměr pasti 9 cm, hloubka 20 cm) naplněných asi 200 ml 50% roztoku propylenglykolu s trochou detergentu a také pomocí žlutých misek (bílá plastová miska zvnitřku přestříkaná žlutým autolakem, průměr 12 cm, hloubka 8 cm) naplněných roztokem soli s trochou detergentu. Na každé studijní ploše byly instalovány tři zemní pasti a tři žluté misky a to ve dvou rovnoběžných liniích s přibližně metrovými vzdálenostmi mezi pastmi stejného typu a půlmetrovou vzdáleností mezi liniemi.

Sběr materiálu do zemních pastí a žlutých misek probíhal čtyřikrát od května do srpna roku 2017 (14.–18.5., 19.–23.6., 17.–21.7., 15.–19.8.). Zemní pasti i žluté misky byly během každého sběru materiálu dvakrát až třikrát kontrolovány a vybírány, případně doplňovány a obměňovány. Po čtyřdenní expozici (96 hodin) byly pasti vyprázdněny a sebraný materiál byl uchováván v roztoku 80% ethanolu. Poté jsem materiál roztřídila do cílových skupin: pavouci (Araneae), denní motýli (Lepidoptera: Rhopalocera), brouci (Coleoptera), žahadloví blanokřídlí (Hymenoptera: Aculeata), rovnokřídlí s.l. (Orthopteroida) a ploštice (Heteroptera). Následně jsem ho fixovala 80% ethanolom. Nakonec byly všechny skupiny bezobratlých determinovány odborníky (Vlastimil Růžička: pavouci, Pavel Potocký: denní motýli, David Sommer: brouci, Jakub Straka: žahadloví blanokřídlí, Petr Kočárek: rovnokřídlí s.l., Ondřej Balvín: ploštice).

Sběr nočních motýlů (Lepidoptera: Heterocera) byl prováděn pomocí přenosných světelných lapačů (vyrobeny spolkem Hutor, Hradec Králové, napájeny 12 V baterií, s 48 LED diodami uspořádanými do dvou pásků, převažující světelné spektrum 400 nm, 400 lm, uvnitř lapače lahvička s chloroformem). Pasti byly exponovány po dobu jedné noci v měsíci, a to vždy v období sběru ostatních bezobratlých (16.–17.5., 19.–20.6., 17.–18.7., 14.–15.8.). Ráno byly lapače vyprázdněny, omráčení motýli dosmrceeni chloroformem a uchování v mrazničce až do determinace, kterou provedli Pavel Potocký a Lucie Palivcová.

Mimo termíny sběrů byly pasti zakryty či odstraněny ze studijních ploch, aby bylo zabráněno negativnímu efektu na lokální populace bezobratlých.

Na každé studijní ploše jsem sbírala také data charakterizující okolní prostředí. Na každé ploše, tj. v kruhu o poloměru 25 metrů, jsem zaznamenala celkovou pokryvnost vegetace, a pokryvnosti dalších složek stanoviště: řídké a husté vegetace, obnažených kamenů, holého substrátu, stařiny, jednotlivých vegetačních pater (mechy a lišejníky (E0), převážně keříčková vegetace do 1 m (E1), rostliny do výšky 2 m (E2) a stromy (E3)), zvláště jehličnaté

a listnaté stromy, vřesu (*Calluna vulgaris*), brusnic (*Vaccinium sp.*), hasivky orličí (*Pteridium aquilinum*), a také pokryvnost mokřadní a travinné vegetace.

3.4. Statistická analýza dat

Nejprve jsem testovala vztah mezi intenzitou disturbancí a počtem druhů jednotlivých studovaných skupin členovců, dále jsem se zaměřila na vztah mezi intenzitou disturbance a ochranářskou hodnotou společenstev bezobratlých. Dále jsem testovala, zda má intenzita disturbancí vliv na složení společenstev jednotlivých skupin a poté pomocí ordinačních diagramů vizuálně odečítala preference jednotlivých ohrožených druhů. Další analýzy testovaly vztah mezi charakteristikami prostředí a složením společenstev hmyzu. Všechny výše i níže zmíněné analýzy byly prováděny pro jednotlivé cílové skupiny bezobratlých živočichů zvlášť.

Pro otestování závislosti počtu druhů a ochranářského významu ploch na intenzitě disturbance jsem použila lineární modely GEE (Generalized Estimation Equations) zahrnuté v balíčku *geepack* (Højsgaard, 2006) v programu R 3.3.1. (R Development Core Team, 2016). Pro testování vlivu disturbance na složení společenstev bezobratlých jsem použila ordinační analýzy dat v programu Canoco 5 (Ter Braak and Šmilauer, 2012).

Při analýze vlivu disturbance na počet druhů jsem hledala vliv závislé proměnné, tedy počtem druhů (počet druhů zjištěných při každém sběru z jednoho sběrného místa) na intenzitu disturbance (nezávisle proměnná). V lineárních modelech jsem použila Poissonovo rozdělení dat, jako korelační strukturu jsem zvolila „ar1“ (data jsou na jednotlivých plochách sbírána opakovaně), proměnnou označující datum sběru jsem označila pomocí argumentu „waves“, abych specifikovala opakovaná měření na týchž místech. Konečné rozdíly mezi počtem druhů na jednotlivých intenzitách disturbance jsem zjišťovala pomocí post-hoc testů.

Pro analýzu ochranářské hodnoty jsem využila klasifikace druhů dle červených seznamů ohrožených druhů České republiky (Řezáč et al. 2015; Hejda a kol. 2017). Ochrannářská hodnota společenstev jednotlivých ploch byla spočítána tak, že jsem početnost zaznamenaných bezobratlých na dané ploše vynásobila hodnotou, která odpovídala jejich ohroženosti: CR – 4; EN – 3; VU – 2; NT – 1; LC nebo ES – 0 (Tropék et al. 2010). Dále jsem postupovala podobně jako při analýze počtu druhů s výjimkou toho, že jako závislá proměnná byla zadána právě ochranářská hodnota. U ploštic a rovnokřídlých tato analýza nebyla provedena, nezjistila jsem totiž žádného ohroženého rovnokřídlého a pouze jednoho jedince ploštic zahrnuté v červeném seznamu ohrožených druhů (Hejda a kol. 2017).

Ordinační analýzy byly provedeny pomocí unimodální CCA modelů. Při analýze vlivu disturbance na složení společenstev byly stupně disturbance (I. – IV.) faktoriální vysvětlující proměnnou, zaznamenané abundance jednotlivých druhů z jednotlivých studijních ploch během všech sběrů byly proměnnou vysvětlovanou. Abundance byly zlogaritmovány. Dopadová plocha (Jordán a Tok) byla použita jako kovariáta v blokovém designu, aby se odfiltrovala nestudovaná variabilita jednotlivých dopadových ploch. Průkaznost modelů byla testována pomocí Monte Carlo permutačních testů s počtem 999 permutací.

Při testování vlivu prostředí na složení společenstev jsem nejdříve postupnou selekcí vybrala proměnné, které ovlivňovaly abundance druhů, tedy vysvětlovanou proměnnou. Vysvětlující proměnná charakterizující prostředí měla celkem 17 hladin – pokryvnost, holý substrát, kameny, řídká a hustá vegetace, stařina, mechy a lišejníky (E0), vegetace do 1 m (E1), vegetace do 2 m (E2), stromy (E3), vřes (*Calluna vulgaris*), brusnice (*Vaccinium spp.*), hasivka orličí (*Pteridium aquilinum*), pokryvnost mokřadního a travního porostu, jehličnaté a listnaté stromy. Postupně jsem pomocí *forward selection* testovala, jaký faktor ovlivňuje složení společenstev pomocí unimodálního CCA modelu, přičemž abundance druhů byly zlogaritmovány a dopadová plocha byla zadána jako kovariáta v blokovém designu. Poté jsem model testovala pomocí Monte Carlo permutačních testů s počtem 999 permutací, a pokud proměnná významně ovlivňovala společenstva ($p < 0.05$), byla zahrnuta do modelu. Nakonec jsem vytvořila další CCA model pouze s těmito průkaznými charakteristikami prostředí a provedla další testování vysvětlované a vysvětlující proměnné s kovariátou v blokovém designu za použití stejných postupů.

Ordinační analýzy byly dále použity k testování vlivu disturbance na charakter prostředí. Stupně disturbance byly vysvětlující proměnnou, charakteristiky prostředí vysvětlovanou, kovariátou byla opět dopadová plocha. Také jsem si kladla otázku, zda se dopadové plochy (Jordán a Tok) nějak odlišují v charakteristikách studijních ploch. Tentokrát byly charakteristiky prostředí opět vysvětlovanou proměnnou a dopadové plochy proměnnou vysvětlující, jako kovariáta byla zadána intenzita disturbance. Pro oba testy jsem zvolila lineární RDA bez transformace dat, za použití standardizace druhových dat *standardize by error*. Následně jsem model testovala pomocí Monte Carlo permutačních testů s počtem 999 permutací.

Ordinační analýzy byly dále použity k testování vlivu disturbance na charakteristiky prostředí. Stupně disturbance byly vysvětlující proměnnou, charakteristiky prostředí vysvětlovanou, kovariátou byla opět dopadová plocha. Stejnými metodami jsem testovala

i to, zda se v charakteristikách prostředí liší i dopadové plochy (Jordán a Tok). Tentokrát byly charakteristiky prostředí opět vysvětlovanou proměnnou a dopadové plochy proměnou vysvětlující, jako kovariáta byla zadána disturbance. Pro oba testy jsem na základě délky gradientů v datech (Šmilauer & Lepš 2003) zvolila lineární RDA bez transformace dat, za použití standardizace dle chyby (*standardize by error*). Následně jsem průkaznost modelu testovala pomocí Monte Carlo permutačních testů s počtem 999 permutací.

Nakonec jsem pomocí kanonické korespondenční analýzy (CCA) testovala vliv jednotlivých charakteristik prostředí na složení společenstev jednotlivých studovaných skupin členovců. Celkem jsme měli 17 kontinuálních vysvětlujících proměnných popisujících charakteristiky prostředí. Z nich jsem pomocí postupného výběru (*forward selection*, $p < 0.05$) vybrala proměnné s průkazným vlivem (Tab. 2), jejich efekt byl pak testován ve společném modelu pro každou skupinu zvlášť. Ve všech CCA modelech byly abundance druhů zlogaritmovány a dopadová plocha byla zadána jako kovariáta v blokovém designu. Poté jsem průkaznost modelu testovala pomocí Monte Carlo permutačních testů s 999 permutací.

4. Výsledky

Celkem jsme na studovaných dopadových plochách zaznamenali 15 260 jedinců patřících k 623 druhům studovaných členovců: 1 091 jedinců 121 druhů pavouků, 10 827 jedinců 196 druhů nočních motýlů, 67 jedinců 18 druhů denních motýlů, 1 687 jedinců 128 druhů brouků, 1018 jedinců 116 druhů žahadlových blanokřídlých, 145 jedinců 27 druhů ploštic a 425 jedinců 17 druhů rovnokřídlých.

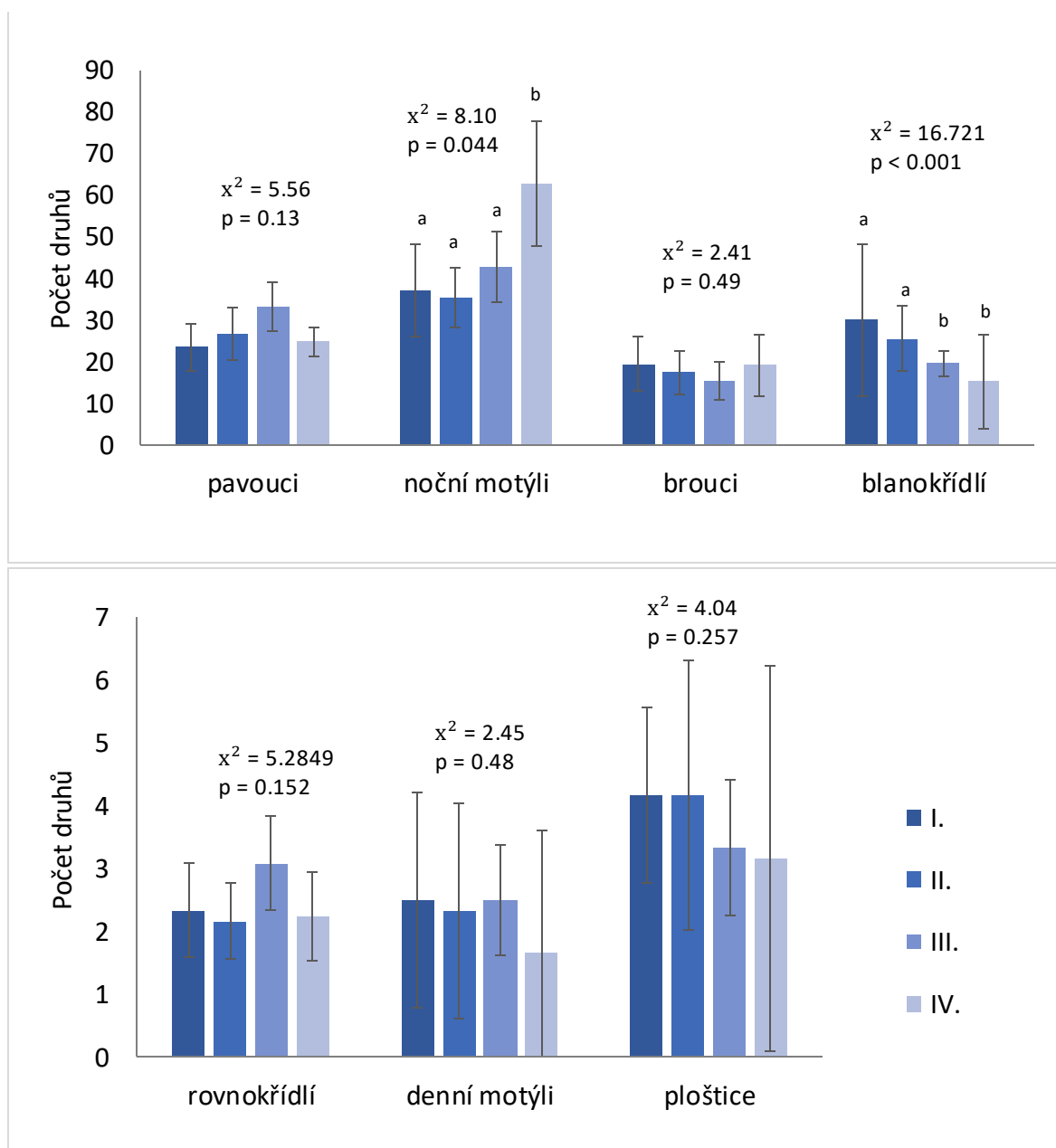
Z toho je celkem 43 druhů zahrnuto v červených seznamech ohrožených živočichů ČR (14 druhů pavouků, 3 druhy denních motýlů, 8 druhů nočních motýlů, 3 druhy brouků, 13 druhů žahadlových blanokřídlých a 2 druhy ploštic; Řezáč et al. 2015; Hejda a kol. 2017), což tvoří necelých 7 % z celkového počtu námi zjištěných druhů bezobratlých. Významem vybraných zjištěných ohrožených druhů se podrobněji věnuji v diskuzi.

4.1. Výsledky lineárních modelů

Statistické parametry výsledků všech lineárních modelů jsou uvedeny v obrázcích 2 a 3.

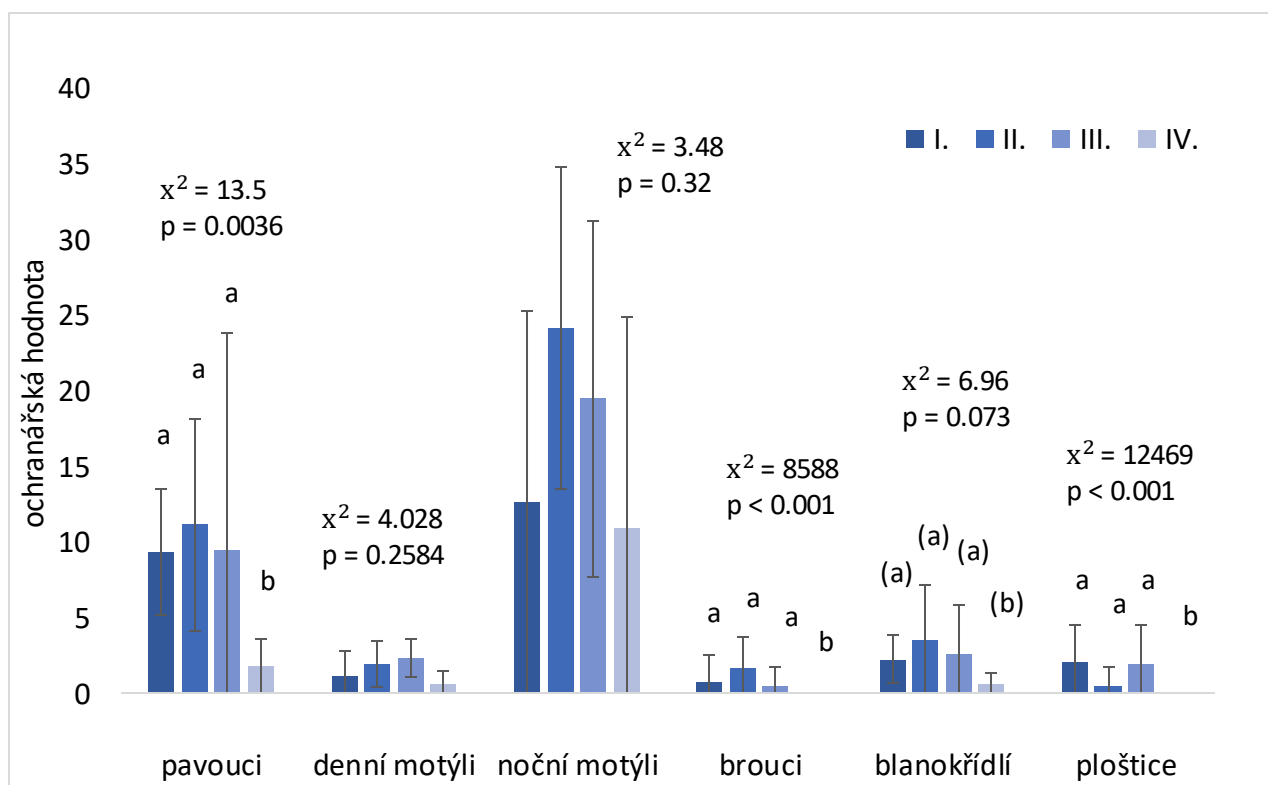
Intenzita disturbancí měla průkazný vliv na počty druhů pouze dvou skupin hmyzu, nočních motýlů a žahadlových blanokřídlých. Nejvyšší počet druhů nočních motýlů

se nacházel na nejméně narušovaných stanovištích, na všech třech skupinách více disturbovaných ploch byla druhová diverzita nižší (Obr. 2) U žahadlových blanokřídlých byl signifikantně vyšší počet druhů zaznamenán na dvou více narušovaných stanovištích (I. a II. stupeň disturbance) v porovnání se dvěma méně disturbovanými (Obr. 2). Počty druhů pavouků, brouků, rovnokřídlých, denních motýlů signifikantně nezávisí na intenzitě disturbancí (Obr. 2)



Obrázek 2: Výsledky GEE analýz zobrazují průměrný počet druhů na plochách s různou intenzitou disturbance (I. – nejvíce intenzivní disturbance až IV. – nejméně intenzivní disturbance) cílových skupin členovců na bývalých dopadových plochách v Brdech. Sloupce ukazují průměry, chybové úsečky 95% konfidenční intervaly. Indexy nad jednotlivými sloupci značí průkaznou odlišnost/podobnost počtu druhů mezi jednotlivými hladinami disturbance zjištěnou pomocí post-hoc testů.

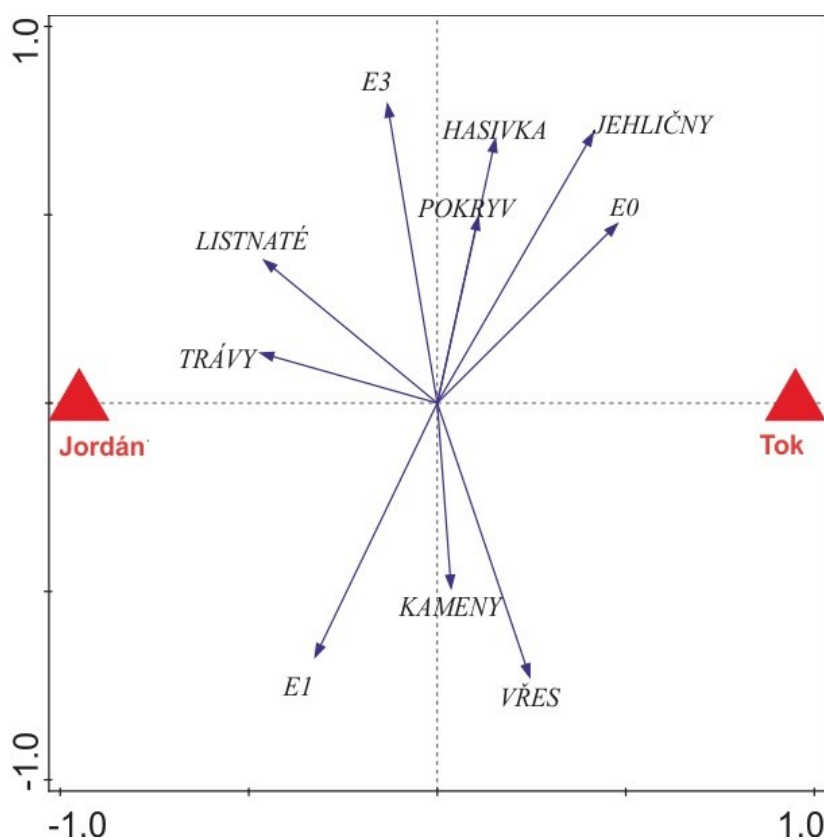
Ochranářská hodnota společenstev pavouků, brouků a ploštic signifikantně závisela na intenzitě disturbance (Obr. 3). Ochranářská hodnota blanokřídlých byla na intenzitě disturbance neprůkazná pouze marginálně ($p=0.073$), což může naznačovat, že by disturbance mohly pozitivně ovlivňovat výskyt ohrožených druhů blanokřídlých. U rovnokřídlých tato analýza nemohla být provedena kvůli absenci ohrožených druhů v sebraném materiálu. Nejnížší ochranářská hodnota společenstev pavouků, brouků, ploštic a blanokřídlých byla zjištěna na nejméně disturbovaných plochách (IV. stupeň disturbance) v porovnání se všemi intenzivnějšími stupni disturbance. U ostatních analyzovaných skupin (denní motýli, noční motýli a blanokřídlí) nebyl zjištěn signifikantní vztah mezi ochranářskou hodnotou společenstev a stupněm disturbance.



Obrázek 3: Graf zobrazuje průměrnou ochranářskou hodnotu (početnost ohrožených druhů živočichů vážená dle jejich stupně ohrožení v Červeném seznamu ohrožených druhů) na plochách s různou intenzitou disturbance (I. – nejvíce intenzivní disturbance až IV. – nejméně intenzivní disturbance) pěti skupin členovců – pavouků, denních a nočních motýlů, brouků, žahadlových blanokřídlých a ploštic na bývalých dopadových plochách v Brdech. Chybové úsečky značí 95% konfidenční interval. Pro statistickou analýzu dat zvolena metoda GEE. Indexy nad jednotlivými sloupci značí průkaznou odlišnost/podobnost průměrného počtu druhů mezi jednotlivými hladinami disturbance zjištěnou pomocí post-hoc testů. Indexy v závorkách značí marginálně neprůkazné hodnoty.

4.2. Výsledky ordinačních metod

Při analýze vlivu intenzity disturbance na charakteristiky stanovišť jsem nezjistila žádný vztah ($F=1.2$, $p=0.241$). Zjistila jsem však, že se studijní plochy na dvou dopadových plochách Jordán a Tok od sebe odlišují ($F=2$, $p=0.043$, vysvětlená variabilita 4.8 %), čímž jsem potvrdila, že jejich odlišování ve všech statistických bylo zvoleno správně. Na studijních plochách dopadové plochy Jordán měly větší pokryvnost tráv a celkově bylinná vegetace (E1) a listnaté stromy; na Toku mělo vyšší pokryvnost mechové patro (E0), jehličnaté stromy a vřes (Obr. 4)

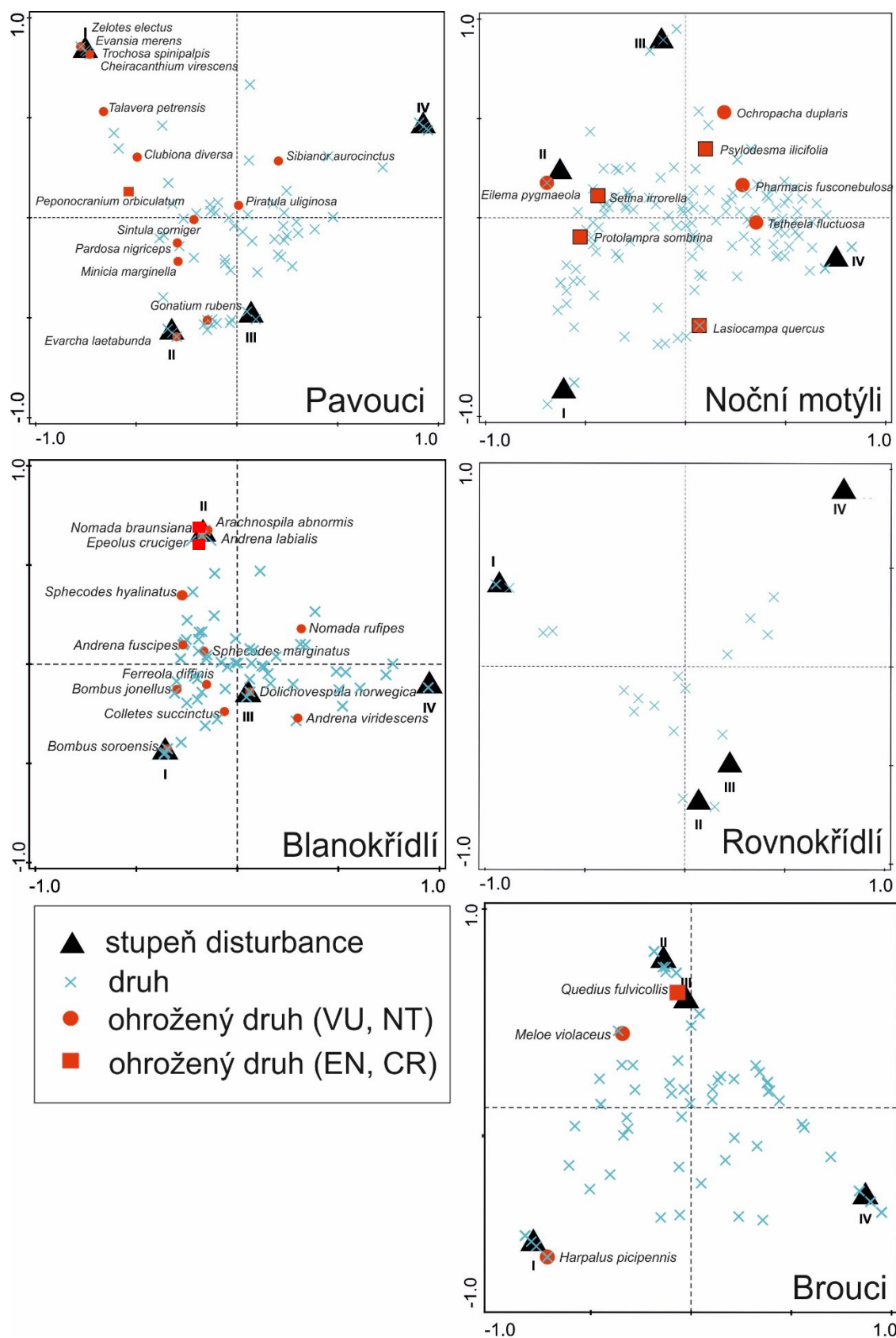


Obrázek 4: Ordinační RDA diagram zobrazuje zastoupení různých charakteristik prostředí (popis jednotlivých charakteristik viz Metodiku) vzhledem ke dvěma dopadovým plochám Jordán a Tok. Zobrazeno je 10 kontinuálních proměnných, které nejlépe odpovídaly výslednému modelu.

Intenzita disturbancí ovlivňuje složení společenstev bezobratlých u většiny zkoumaných skupin – pavouků, nočních motýlů, blanokřídlých, rovnokřídlých a brouků, zatímco u denních motýlů a ploštic byl vliv neprůkazný (Tab. 1). Ve všech CCA diagramech lze vidět, že se jednotlivé stupně disturbance seřadily vzestupně podél první ordinační osy, což odpovídá kontinuálnímu gradientu složení společenstev zkoumaných skupin členovců podél gradientu intenzity disturbancí (Obr. 5). Podíl vysvětlené variability byl největší u rovnokřídlých (17.5 %) a nočních motýlů (11.7 %), menší u pavouků (5.9 %), brouků (4.7 %) blanokřídlých (4.6 %). Většina zaznamenaných ohrožených druhů ..preferovala intenzivněji narušovaná stanoviště (I., II., a III. stupeň), zatímco nejméně narušovaným plochám (IV. stupeň) se povětšinou vyhýbali. Jinou situaci lze pozorovat u nočních motýlů, kde jsou ohrožené druhy relativně rovnoměrně rozmístěny vzhledem k intenzitě disturbancí (Obr. 5). U rovnokřídlého hmyzu nebyl zaznamenán žádný ohrožený druh.

	F	P	Vysvětlená variabilita (%)
Pavouci	1.8	***	5.9
Denní motýli	1.7	0.122	-
Noční motýli	3.8	***	11.7
Brouci	1.8	***	4.7
Blanokřídlí	1.7	***	4.6
Ploštice	1.4	0.099	-
Rovnokřídlí	4	***	17.5

Tabulka 1: Výsledky CCA modelů testujících vliv intenzity disturbance na složení společenstev bezobratlých živočichů.

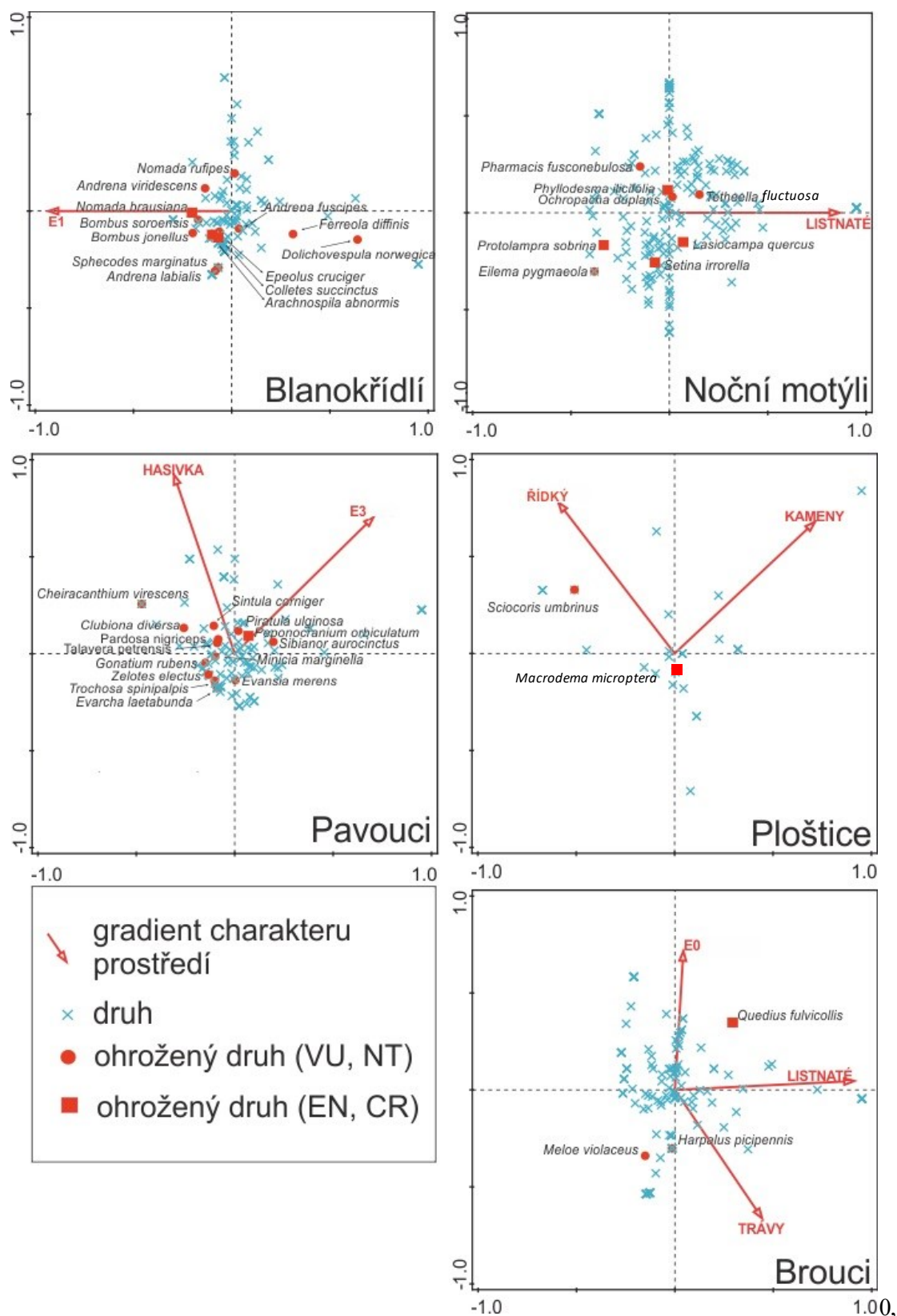


Obrázek 5: Ordinační CCA diagramy zobrazují preference jednotlivých druhů k plochám s různou intenzitou disturbance (I – nejvíce intenzivní disturbance až IV. – nejméně intenzivní disturbance). Zobrazeny jsou pouze cílové skupiny bezobratlých, u kterých byl nalezen signifikantní vliv intenzity disturbance. Výsledky analýz jsou zaznamenány v tabulce 1.

Zjistila jsem, že vybrané charakteristiky prostředí ovlivňují složení společenstev bezobratlých u pavouků, nočních motýlů, brouků, blanokřídlých a ploštic (Obr. 6), u denních motýlů a rovnokřídlých charakteristiky vegetace neovlivňovaly složení společenstev, proto zde nejsou vyobrazeny. Výsledky CCA zobrazuje tabulka 2. Pavouci byli ovlivněni pokryvnostmi stromového patra (E3) a hasivky. Diagram CCA zobrazuje, že většina ohrožených druhů preferuje vyšší pokryvnost hasivky a pokryvností stromového patra jsou spíše negativně ovlivněny (Tab. 2, Obr. 6). Noční motýly ovlivňovalo zastoupení listnatých stromů (Tab. 2). Vliv pokryvnosti listnatých stromů na ohrožené druhy nočních motýlů jako celek je neurčitý (Obr. 6). Na společenstva žahadlových blanokřídlých měl vliv pokryv bylinného patra (Tab. 2). Tato nízká vegetace měla na většinu ohrožených blanokřídlých pozitivní vliv (Obr. 6), negativně ovlivňoval zranitelnou vosu horskou (*Dolichovespula norvegica*) nebo téměř ohroženou hrabalku podivnou (*Ferreola diffinis*). Ploštice ovlivňovala pokryvnost řídkého porostu a kamenů. Na ohroženou ploštičku vřesovištní (*Macrodera microptera*) měla pokryvnost řídkého porostu i pokryvnost kamení mírně negativní vliv, téměř ohrožená kněžice stinná (*Sciocoris umbrinus*) preferovala plochy s vyšší pokryvností řídké vegetace, zatímco k podílu holých kamenů neměla žádný vztah (Obr. 6, Tab. 2). Společenstva brouků ovlivňoval pokryv mechů a lišejníků – E0, pokryv trávy a listnatých stromů. Vliv prostředí na ohrožené druhy je nejednotný. Zatímco na ohrožený druh drabčíka *Quedius fulvicollis* měl pokryv listnatých stromů a pokryv mechů a lišejníků pozitivní vliv, na majku fialovou (*Meloe violaceus*) a kvapníka *Harpalus picipennis* měly pokryv mechů a lišejníků vliv negativní. *H. picipennis* navíc preferuje habitaty s travním porostem (Obr. 6, Tab. 2).

	Faktory ovlivňující společenstvo	Vliv na ohrožené druhy	F	P	Eigenvalues	Vysvětlená variabilita (%)
Pavouci	E3, hasivka	Spíše negativní: E3 Spíše pozitivní: hasivka	1.4	0.002	0.4814	3.3
Noční motýli	Listnaté stromy	Neurčitý: listnaté stromy	2	0.029	0.1732	4.3
Brouci	E0, listnaté stromy, traviny	Neurčitý: E0, listnaté stromy, traviny	1.5	0.002	0.8286	6.2
Blanokřídlí	E1	Spíše pozitivní: E1	1.3	0.028	0.2179	1.2
Ploštice	Řídký porost, kameny	Neurčitý: řídký porost, kameny	1.5	0.005	0.7559	4.6

Tabulka 2: Výsledky CCA modelů testující vliv prostředí na společenstva bezobratlých. Jsou zobrazeny jen skupiny bezobratlých, které průkazně ovlivňovala alespoň jedna charakteristika prostředí. Hodnoty pseudo-F a p hodnota - výsledky Monte Carlo permutačních testů s 999 opakováními. Eigenvalues – součty eigenvalues všech kanonických os. Vysvětlená variabilita – modelem vysvětlená variabilita (adjusted explained variation) v procentech.



Obrázek 6: Ordinační CCA diagramy zobrazují preference jednotlivých druhů vzhledem k plochám s různými charakteristikami prostředí (popis jednotlivých charakteristik viz Metodiku) u cílových skupin bezobratlých. Jsou zde vyobrazeny jen proměnné, které měly průkazný vliv na složení společenstev pomocí forward selection ($p < 0.05$). Výsledky analýz jsou zaznamenány v tabulce 2.

5. Diskuze

Zjistila jsem, že intenzita vojenských disturbancí má vliv na druhovou bohatost, ochranářskou hodnotu i složení společenstev některých skupin bezobratlých. Je tak zřejmé, že disturbance a jejich intenzita utvářejí a mění prostředí studovaných dopadových ploch.

Ochranný nejvýznamnější stanoviště pavouků byla ta nejvíce disturbovaná, zároveň většina ohrožených druhů pavouků byla negativně ovlivněna stromovým porostem. To potvrzuje fakt, že až 76 % ohrožených druhů pavouků ČR jsou specialisté otevřených stanovišť (Řezáč et al. 2015). Na nejintenzivněji narušovaných plochách byla nalezena například kriticky ohrožená pavučinka kruhová (*Peponocranium orbiculatum*). Tento pavouk obývá osluněné biotopy s nízkou vegetací, jako jsou suché okraje rašeliníšť, vřesoviště nebo řídké bory (Kůrka a kol 2015), což odpovídá i nálezům na dopadových plochách. Ač vliv intenzity disturbance na diverzitu pavouků v Brdech nebyl potvrzen, ve švýcarských Alpách, Moretti et al. (2002, 2004) zjistili pozitivní vliv vyšší frekvence vypalování na druhovou bohatost pavouků. Greenslade a Smith (2010) zjistili vyšší diverzitu pavouků na čerstvěji vypálené ploše. Obě studie studují populace pavouků krátce (okolo jednoho roku) po požáru, což může způsobovat rozdílný výsledek studie z brdských dopadových ploch, kde i ty nejintenzivněji narušované plochy jsou již 8 let od posledních výraznějších disturbancí.

Jedinou skupinou bezobratlých, která nebyla ovlivněna intenzitou vojenských disturbancí v žádné z provedených analýz, byli denní motýli. Byl to překvapivý výsledek, jelikož v ostatních studiích denní motýli dobře a poměrně citlivě reagovali na daná narušení. Domnívám se, že nebyla zvolena správná metoda sběru a z těchto důvodů nebyl nasbírán dostatek materiálu. Dalším důvodem může být celkově nízký počet druhů specializovaných na disturbance, který je způsoben izolovaností dopadových ploch od okolní narušované krajiny. Převážná část Brd je totiž tvořena smrkovými plantážemi, což nedovolí málo pohyblivým druhům překonat vzdálenost na narušované dopadové plochy. Výsledky studií jiných autorů se různí: například Kim et al. (2015) a Zografou (2017) zjistili pozitivní vztah disturbancí na motýly ve VVP. Naopak Diniz et al. (2011) studující abundance housenek zaznamenali značný úbytek jedinců v roce po požáru. Motýlí abundance a počet druhů po požáru může klesnout, ale již první rok (DeSha et al. 2017) nebo dva roky (Panzer 2002) po požáru se abundance i druhové bohatosti motýlů vyrovnají s nevypálenými plochami, tudíž použití řízeného vypalování může být vhodným managementem pro udržování bezlesí.

Největší počet nočních motýlů byl v nejméně narušovaném prostředí, tedy ve světlém a řídkém stromovém porostu. Takový výsledek se dal očekávat, jelikož noční motýli obývají rozmanitou škálu stanovišť od uzavřených lesů po světlé louky a jejich housenky se převážně živí na dřevinách (Pavlíková a Konvička 2012). S přibývajícím výškou a heterogenitou porostu může stoupat množství obyvatelných nik a s nimi i počet přítomných druhů (Haysom a Coulson 1998). Časté vystavení ohni může mimo jiné decimovat populace housenek, které se zdržují ve vegetaci nad povrchem a nejsou schopny před disturbancí uniknout tak efektivně jako řada dalších námi studovaných skupin členovců (Diniz 2011). Zato čerstvě vypálené stanoviště může být pro noční motýly atraktivnější, než nevypálené (Hansen 1986). Ohrožené druhy nočních motýlů se nacházely na stanovištích všech čtyř kategorií, avšak jejich výskyt byl negativně ovlivněn porostem listnatých stromů. Pavlíková a Konvička (2012) analyzovali biotopové preference některých zástupců nočních motýlů a zjistili, že největší podíl tvoří druhy otevřených a světlých lesů, lesních světlin, okrajů apod. To souhlasí i s mými výsledky, jelikož ani mnou studované plochy s nejnižší mírou narušování neměly dosud zapojené korunové patro a stále se jednalo o sukcesně mladé lesní porosty. Z kriticky ohrožených nočních motýlů byly odchyceny dva druhy, bourovec borůvkový (*Phyllodesma ilicifolia*) a brvorožec černotečný (*Setina irrorella*). Oba druhy preferují otevřené typy stanovišť, bourovec borůvkový se vyskytuje na vlhčích slunných biotopech, v mokřadech s porostem nízké keřkové vegetace, brvorožec vyhledává spíše sušší trávníky či vysychající mokřady (Macek a kol. 2009a). Z ohrožených nočních motýlů budu jmenovat bourovce dubového (*Lasiocampa quercus*) a osenici šedonachovou (*Protolampra sobrina*). Bourovec dubový obývá xerofilní stepní stanoviště, vřesoviště, vrchoviště s porosty borůvky nebo jinou křovinnou vegetací (Macek a kol. 2009a), osenice šedonachová žije na podobných biotopech, ale spíše na vlhčích a více zarostlých stanovištích (Macek a kol. 2009b). U nás se vyskytuje pouze na 4 lokalitách (Vrabec 2011, Pavlíčko et al. 2017, Kadlec et al. 2013, Společnost pro ochranu motýlů 2014). V Brdech byla odchycena na místech s intenzivnějšími disturbancemi. Všechny čtyři výše zmíněné druhy nočních motýlů jsou v České republice vzácné (AOPK ČR, NDOP 2018).

Frekvence požárů pozitivně ovlivňuje druhovou bohatost brouků (Moretti et al. 2004, Orgeas a Andersen 2001), což se v této studii nepotvrdilo. Moretti et al. (2004) se však zaměřili jen na střevlíkovité brouky, kteří mohou reagovat odlišně v porovnání se všemi ostatními čeleděmi. Všechny analyzované ohrožené druhy preferovaly intenzivněji narušované biotopy, což odpovídá jejich habitatovým preferencím otevřených biotopů. Byl zaznamenán téměř ohrožený kvapník *Harpalus picipennis*, zranitelná majka fialová (Meloe

violaceus), ohrožený drabčík *Quedius fulvicollis*. Majka a kvapník byly negativně ovlivněny pokryvem mechu – asi proto, že jsou to živočichové obývající suché louky. Podle Nálezové databáze ochrany přírody jsou jmenovaní drabčík a kvapník v ČR vzácnými druhy (AOPK ČR, NDOP 2018).

Společenstva žahadlových blanokřídlých byla druhově početnější na místech s větší intenzitou disturbancí. Podle Macek a kol. (2010) vysokou biodiverzitu blanokřídlých najdeme spíše na pestrých mozaikách otevřených biotopů, jako jsou drobné remízky, pastviny se solitárními stromy, suché či vlhké louky nebo holé skalnaté svahy, pro některé samotářské včely jsou vhodné biotopy s obnaženým substrátem, kde jejich velká část hnízdí (Macek a kol. 2010). Biotopy s holým substrátem jsou utvářeny různými disturbancemi a jsou nejvíce zastoupeny na intenzivněji narušovaných plochách. I ostatní studie potvrzují pozitivní vliv disturbancí nebo jejich intenzity na počet druhů společenstev blanokřídlých (Moretti et al. 2004, Greenslade a Smith 2010). Ohrožení blanokřídlí v Brdech preferovali intenzivněji narušovaná stanoviště s bohatým bylinným patrem. To může být způsobeno jednoduše jejich potravními nároky vyžadující rozkvetlé rostliny. Celkem byly zaznamenány tři ohrožené druhy. Hedvábnici vřesovou (*Colletes succinctus*) najdeme na písčinných biotopech a vřesovištích, na ní parazitující zdobnice stepní (*Epeolus cruciger*) je vzácný druh primárně obývající původní písčiny, nomáda zvonková (*Nomada brausiana*) obývá lesostepi a vinice a (Macek a kol. 2010). Všechny tři druhy blanokřídlých zaznamenaly v poslední době pokles populací a dnes je v ČR nalezneme vzácně a jednotlivě (osobní sdělení: Jakub Straka).

Ploštice preferovaly místa s řídkým vegetačním pokryvem, vliv disturbance nebyl zaznamenán. V Brdech byl zaznamenán i jeden ohrožený (EN) druh ploštice vyhledávající písčité podloží, který je typickým živočichem vojenských újezdů (osobní sdělení: Ondřej Balvín). Na intenzivně narušovaných plochách byl až nezvykle hojný. Prado et al. (2010) zkoumali rozdíly v abundancích ploštic ve vztahu k frekvenci ohně. Zjistili, že nejvíce jedinců mají společenstva biotopů, která vypalované ve frekvenci jeden požár za 2-3 roky, což odpovídá výsledkům brdských ploštic.

Složení společenstev rovnokřídlých bylo ovlivňováno intenzitou disturbancí, jiná závislost nebyla zjištěna. Publikované studie se shodují, že vysoká frekvence ohně podporuje druhy rovnokřídlých. Například Chambers a Samways (1998) stejně jako Collins (2000) zjistili, že častá frekvence požáru podporuje druhovou bohatost i abundance rovnokřídlých.

Je zajímavé si povšimnout kontrastu mezi počtem druhů a ochrannářskou hodnotou. Zatímco u pavouků, brouků a ploštic jsme nenalezli pozitivní vliv intenzity disturbance

na celkový počet druhů, ochranná hodnota na intenzivněji narušovaných místech převyšovala ta méně narušovaná. To ukazuje na cennost dopadových ploch jako stanovišť ohrožených živočichů. Na druhou stranu je to celkem očekávané - jak již bylo zmíněno, většina ohrožených druhů jsou druhy preferující otevřená stanoviště.

Diverzita studovaných společenstev terestrických členovců byla studována z pohledu vlivu frekvence a intenzity vojenských disturbancí, které na stanoviště těchto živočichů v minulosti působily. Je však jasné, že tato společenstva jsou ovlivňována hlavně ostatními faktory, které jsou s intenzitou disturbancí také ovlivněny.

Disturbance narušují povrch, mění složení a strukturu vegetace, potlačují růst dřevin a udržují biotop v raných sukcesních stádiích. Právě změny vegetace vedou k nevyhnutelnému vlivu na herbivory, důležité složky potravní pyramidy. Vlivem narušení dochází k proměnám, zániku i vzniku přítomných habitatů.

Analýza vlivu intenzity disturbance na charakteristiky prostředí sice nevyšla průkazně, ale rozdíly některých složek stanovišť lze odpozorovat i přímo v terénu v terénu. Intenzivně narušované plochy v porovnání s nenarušovanými místy mají větší zastoupení holého substrátu a kamení, plochy jsou více osluněné. Vegetace je nízká s absencí stromů. Neprůkaznost testu mohla být způsobena tím, že dopadové plochy byly již delší dobu (od let 2010-2011) bez intenzivního narušování vojskem a požáry jsou zde již velmi vzácné. Vlivem postupující sukcese se tak stírají rozdíly mezi různými kategoriemi intenzit disturbance. Průkaznost vlivu intenzity disturbance na charakteristiky prostředí může být ovlivněna dílčími plochami, které byly odlišné od ostatních své kategorie. Například na Toku v místech nejméně intenzivní disturbance rostl raně sukcesní listnatý porost, s bohatým porostem vřesu a poměrně vysokým zastoupením kamenů. Z pozorování v terénu bych vřes a kameny očekávala na více disturbovaných plochách.

Disturbance zprostředkované činností člověka jsou na dopadových plochách v Brdech potřeba i nadále, ať už se jedná o různorodé narušování pojezdy těžkou vojenskou technikou, dopady munice, výřez dřevin nebo vypalování. Z krátkodobého hlediska se disturbance požárem může zdát ničivá, následnou postupující sukcesí se však biodiverzita může výrazně navýšit a naopak v pozdějším stádiu sukcese se biotopy mohou stát opět uniformními, co se týče skladby druhů. Oheň je hlavní příčinou vzniku rozsáhlých sekundárních vřesovišť, a i proto by byl tento management vhodný i pro další management tohoto biotopu. Vřes je rostlina, která ke svému přežití potřebuje oheň. Keříčky vřesu v určitém stádiu, Girmingham (1985) uvádí jen do 15 let věku, jsou schopny po požáru znovu obrazit. Pokud rostliny nejsou zmlazeny požárem, rostliny začínají degradovat. V porostu

se vytváří mezery, kde se mohou uchytit další kompetičně silnější druhy a zamezit obnově vřesu ze semen. Toto vymizení vřesu se může stát fatální pro řadu vzácných specialistů, pro které je vřes živnou rostlinou.

Je třeba mít na paměti, že i řízené požáry, pokud nejsou dostatečně kontrolovány, mohou být nebezpečným typem managementu. Bezlesé protipožární pásy okolo dopadových ploch v Brdech zamezují úniku požáru do hospodářského lesa, navíc na samotných dopadových plochách je síť cest a silnic, které umožňují přístup hasičských jednotek, které kontrolují rozsah ohně při řízeném požáru. To vnímám jako velké plus při redukci hrozeb spojených s řízeným vypalováním dopadových ploch. Je dobré respektovat určitá doporučení, která mají snížit negativní vliv na společenstva bezobratlých. Není vhodné vypalovat vegetaci v době sucha, kdy je oheň hůře kontrolovatelný a má vyšší negativní důsledky pro dané organismy. Příznivější vliv na organismy má „*rychlý a studený oheň*“, který nesetrvává dlouho na jednom místě a tím nevystaví živočichy tak vysokým teplotám (Sedláček et al. 2015). Vzhledem k velikosti intenzivně narušovaných míst na cílových plochách v Brdech bych pro začátek zvolila spíše větší počet vypalování o menším rozsahu. Sníží se tak nepříznivý vliv na malé populace a vznikne tak více heterogenní biotop. Na dopadových plochách je nutné zachovat všechna stadia sukcese, jako je tomu doteď - složení společenstev bezobratlých se na různě intenzivně narušovaných plochách odlišovalo a ztráta některých sukcesních stádií by mohla zapříčinit ztrátu daných organismů. Je pravdou, že většina míst s nízkou intenzitou disturbancí měla nízkou i ochrannářskou hodnotu, ale například celá skupina ohrožených nočních motýlu nepreferovala žádnou kategorii intenzity disturbancí. Celkově je třeba dbát na to, aby byla zachována heterogenita krajiny.

6. Závěr

Cílem této studie bylo zjistit, zda vojenské disturbance ovlivňují společenstva terestrických členovců v CHKO Brdy. Navíc tato studie pomohla zmapovat řadu živočichů, kteří v Brdech nebyli dříve zjištěni. Bylo zaznamenáno celkem 43 druhů zahrnutých v Červených seznamech ohrožených živočichů ČR a několik u nás vzácných druhů, což jasně dokládá cennost bývalých dopadových ploch, které byly po desetiletí udržovány činností vojáků. Většina vzácných druhů preferuje otevřené typy stanovišť.

Pro zachování těchto biotopů bude zapotřebí zvolit správný způsob managementu. Řízené vypalování by mohlo být nejvhodnější péčí o tyto biotopy a to hned z několika důvodů. Je to hlavní faktor, který tyto stanoviště formoval v minulosti, pomáhá udržovat vegetační pokryv vřesu, na který je vázána řada ohrožených živočichů. Navíc jsou na dopadových plochách vybudována opatření, jež pomáhají oheň kontrolovat. Řízené vypalování by se mohlo doplnit například pastvou velkých herbivorů, kteří jsou mimo jiné schopni vytvářet mechanické disturbance půdy.

I přes to, že tato práce zhodnocuje nejdistorbovanější části dopadových ploch jako nejcennější, neznamená to, že je třeba podporovat jen ty nejranější sukcesní stádia. Časté vypalování bude podporovat ohrožené druhy pavouků, brouků a blanokřídlých, naopak noční motýli vyžadují menší intenzity disturbance. Na populace denních motýlů a rovnokřídlých by intenzita disturbance neměla mít vliv. Stejně jako je třeba zachovat celou diverzitu druhů, tedy i těch běžných, je třeba udržovat i jednotlivé plochy v různých stádiích sukcese jako je tomu na dopadových plochách dnes. Pokud necháme tyto unikátní otevřená stanoviště podléhat spontánní sukcesí, zarostou vysokou vegetací a přijdeme nejen o cenný biotop, ale i řadu druhů závislých těchto vzácných lokalitách.

7. Seznam literatury

- Andersen, A. N., & Müller, W. J. (2000): Arthropod responses to experimental fire regimes in an Australian tropical savannah: ordinal-level analysis. *Austral Ecology*, 25(2), 199-209.
- Anderson, R. C., Leahy, T., & Dhillon, S. S. (1989): Numbers and biomass of selected insect groups on burned and unburned sand prairie. *American Midland Naturalist*, 151-162.
- AOPK ČR 2018. Nálezová databáze ochrany přírody. [on-line databáze; portal.nature.cz]. [cit. 2018-08-11]
- Branson, D. H., & Vermeire, L. T. (2007): Grasshopper egg mortality mediated by oviposition tactics and fire intensity. *Ecological Entomology*, 32(1), 128-134.
- Cílek V., Mudra P., & Šůvová Z., (2015): Střední Brdy – hory uprostřed Čech. Dokořán, Praha, 184 s., ISBN 978-80-7363-720-0
- Cizek, O., Vrba, P., Benes, J., Hrazsky, Z., Koptík, J., Kucera, T., Marhoul P., Zamecník J., & Konvicka, M. (2013): Conservation potential of abandoned military areas matches that of established reserves: plants and butterflies in the Czech Republic. *PLoS One*, 8(1), e53124.
- Collins, S. L. (2000): Disturbance frequency and community stability in native tallgrass prairie. *The American Naturalist*, 155(3), 311-325.
- Cook, W. M., & Holt, R. D. (2006). Fire frequency and mosaic burning effects on a tallgrass prairie ground beetle assemblage. *Biodiversity & Conservation*, 15(7), 2301.
- Davies, K. W., Bates, J. D., Boyd, C. S., & Nafus, A. M. (2014): Is fire exclusion in mountain big sagebrush communities prudent? Soil nutrient, plant diversity and arthropod response to burning. *International journal of wildland fire*, 23(3), 417-424.
- DeSha, J. N., Colbert, J., Andrews, K. M., Coleman, S., & Holbrook, C. T. (2017): Effects of a Prescribed Burn on the Adult Butterfly Assemblage of a Coastal Grassland. *Georgia Journal of Science*, 75(2), 10.
- Diniz, I. R., Higgins, B., & Morais, H. C. (2011): How do frequent fires in the Cerrado alter the lepidopteran community?. *Biodiversity and Conservation*, 20(7), 1415-1426.
- Evans, E. W. (1984). Fire as a natural disturbance to grasshopper assemblages of tallgrass prairie. *Oikos*, 9-16.
- Force, D. C. (1981): Postfire insect succession in southern California chaparral. *The American Naturalist*, 117(4), 575-582.
- Gazenbeek, A. (2005): LIFE, Natura 2000 and the military. *Life Focus—Journal of the European Commission, Environment Directorate General Life III Program (2000–2006)*.
- Gimingham, C. H. (1985): Age-related interactions between *Calluna vulgaris* and phytophagous insects. *Oikos*, 12-16.
- Greenslade, P., & Smith, D. (2010): Short term effects of wild fire on invertebrates in coastal heathland in southeastern Australia. *Pacific conservation biology*, 16(2), 123-132.
- Hansen, J. D. (1986): Comparison of insects from burned and unburned areas after a range fire. *The Great Basin Naturalist*, 721-727.
- Harabiš, F., & Dolný, A. (2018): Military training areas as refuges for threatened dragonfly species: Effect of spatial isolation and military activity. *Biological Conservation*, 217, 28-35.

- Havlick, D. G. (2014): Opportunistic conservation at former military sites in the United States. *Progress in Physical Geography*, 38(3), 271-285.
- Haysom, K. A., & Coulson, J. C. (1998): The Lepidoptera fauna associated with *Calluna vulgaris*: effects of plant architecture on abundance and diversity. *Ecological entomology*, 23(4), 377-385.
- Hejda R., Farkač J. & Chobot K., eds. (2017): Červený seznam ohrožených druhů České republiky. Bezobratlí. Příroda, Praha, 612 s.
- Højsgaard, S., Halekoh, U., & Yan, J. (2006): The R package geepack for generalized estimating equations. *J. Stat. Softw.* 15, 1–11.
- Hůrka K. (1996): Carabidae of the Czech and Slovak Republics. Kabourek, Zlín. 565 s. ISBN : 80-901466-2-7
- Chambers, B. Q., & Samways, M. J. (1998): Grasshopper response to a 40-year experimental burning and mowing regime, with recommendations for invertebrate conservation management. *Biodiversity & Conservation*, 7(8), 985-1012.
- Joern, A. (2005): Disturbance by fire frequency and bison grazing modulate grasshopper assemblages in tallgrass prairie. *Ecology*, 86(4), 861-873.
- Joubert, L., Pryke, J. S., & Samways, M. J. (2016): Positive effects of burning and cattle grazing on grasshopper diversity. *Insect Conservation and Diversity*, 9(4), 290-301.
- Kadlec T., Zapletal M., Marhoul P. (2013) Motýli vybraných evropsky významných lokalit Libereckého kraje (Česká republika). *Klapalekiana*. 49, 1-2. 43-71.ex: AOPK ČR 2018. Nálezová databáze ochrany přírody.. [on-line databáze; portal.nature.cz]. [cit. 2018-08-11]
- Kim, S. S., Kwon, T. S., & Lee, C. M. (2015): Effect of military activity on butterfly (Lepidoptera) communities in Korea: Conservation and maintenance of red listed species. *European Journal of Entomology*, 112(4), 770-777.
- Kolář F., Matějů J., Lučanová M., Chlumská Z., Černá K., Prach J., Baláž V., & Falteisek L., (2012): Ochrana přírody z pohledu biologa. Proč a jak chránit českou přírodu. Dokořán, Praha, 213 s., ISBN 978-80-7363-414-8
- Konvička M., Beneš J., & Čížek L., (2005): Ohrožený hmyz nelesních stanovišť: ochrana a management. *Sagittaria*, Olomouc, 127 s., ISBN 80-239-6590-5
- Kůrka, A., Řezáč, M., Macek, R., & Dolanský, J. (2015). Pavouci České republiky. *Academia*. Praha. 624 s. ISBN: 978-80-200-2384-1
- Leps J. & Smilauer P. (2003): Multivariate analysis of ecological data using CANOCO. Cambridge University Press. 362 s., ISBN: 978-1-107-69440-8
- Macek J., Dvořák J., Traxler L., & Červenka V. (2009a): Motýli a housenky střední Evropy. Noční motýli I. *Academia*, Praha, 376 s., ISBN 978-80-200-1521-1
- Macek J., Dvořák J., Traxler L., & Červenka V. (2009b): Motýli a housenky střední Evropy. Noční motýli II. *Academia*, Praha, 492 s., ISBN 978-80-200-1667-6
- Macek J., Straka J., & Bogusch P., (2010): Blanokřídli České republiky I. *Academia*, Praha, 524 s., ISBN 978-80-200-1772-7
- Maes, D., & Van Dyck, H. (2001): Butterfly diversity loss in Flanders (north Belgium): Europe's worst case scenario?. *Biological conservation*, 99(3), 263-276.

Manwaring, M., Elliott, M., Barton, P., & Weaver, H. (2015): Effects of fire on vegetation and arthropods in a coastal heath, south-east Queensland. *Ecological management & restoration*, 16(1), 73-75.

Ministerstvo obrany České republiky (2005): Analýza existence vojenských újezdů z hlediska porovnání potřeb armády a stanovených ekonomických kritérií. MO ČR, Praha

Moretti, M., Obrist, M. K., & Duelli, P. (2004): Arthropod biodiversity after forest fires: winners and losers in the winter fire regime of the southern Alps. *Ecography*, 27(2), 173-186.

Moretti, M., Zanini, M., & Conedera, M. (2002): Faunistic and floristic post-fire succession in southern Switzerland: an integrated analysis with regard to fire frequency and time since the last fire. *Journal of Applied Ecology*, 39, 321–336.

Newton, J. L., Kazmaier, R. T., & Sissom, W. D. (2016). Effects of Varying Fire-Return Interval on Terrestrial Macro-Arthropods in a Mesquite-Encroached Shortgrass Prairie: Abundance, Diversity, and Biomass. *Southwestern Entomologist*, 41(4), 945-962.

Orgeas, J., & Andersen, A. N. (2001): Fire and biodiversity: responses of grass-layer beetles to experimental fire regimes in an Australian tropical savanna. *Journal of Applied Ecology*, 49-62.

Panzer, R. (2002). Compatibility of prescribed burning with the conservation of insects in small, isolated prairie reserves. *Conservation Biology*, 16(5), 1296-1307.

Parmenter, R. R., Kreutzian, M., Moore, D. I., & Lightfoot, D. C. (2011): Short-term effects of a summer wildfire on a desert grassland arthropod community in New Mexico. *Environmental entomology*, 40(5), 1051-1066.

Pavličko A. et al. (2017) Projekt č.26 Silva Gabreta monitoring, část denní a noční motýli (Macrolepidoptera). [on-line databáze; portal.nature.cz]. [cit. 2018-08-11]

Pavlikova, A., & Konvicka, M. (2012): An ecological classification of Central European macromoths: habitat associations and conservation status returned from life history attributes. *Journal of Insect Conservation*, 16(2), 187-206.

Prado, U. M., Bello, A. D. M., Fernandes, J. D. O., Santos, A. J., Silva, I. A., & Cianciaruso, M. V. (2010): Abundance of epigaeic arthropods in a Brazilian savanna under different fire frequencies. *Zoologia*, 27(5), 718-724.

Primack, R. B., Kindlmann, P., & Jersáková, J. (2011): Úvod do biologie ochrany přírody. Portál, Praha, 472 s., ISBN 978-80-7367-595-0.

R Core Team (2016): R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

Radford, I. J., & Andersen, A. N. (2012): Effects of fire on grass-layer savanna macroinvertebrates as key food resources for insectivorous vertebrates in northern Australia. *Austral Ecology*, 37(6), 733-742.

Radford, I. J., & Andersen, A. N. (2012): Effects of fire on grass-layer savanna macroinvertebrates as key food resources for insectivorous vertebrates in northern Australia. *Austral Ecology*, 37(6), 733-742.

Reif, J., Marhoul, P., Čížek, O., & Konvička, M. (2011): Abandoned military training sites are an overlooked refuge for at-risk open habitat bird species. *Biodiversity and conservation*, 20(14), 3645-3662.

- Roušar, J. a kol., (2006): Vojenské újezdy Armády České republiky, Ministerstvo obrany České republiky - AVIS, Praha, s. 285, ISBN 80-7278-345-9
- Řezáč M., Kůrka A., Růžicka V., & Heneberg P. (2015): Red List of Czech spiders: 3rd edition, adjusted according to evidence-based national conservation priorities. *Biologia* 70: 645–666
- Sádlo J., Pokorný P., Hájek P., Dreslerová D., & Cílek V., (2008): Krajina a revoluce. Významné přelomy ve vývoji kulturní krajiny Českých zemí. Malá Skála, Praha, 256 s., ISBN 80-86776-02-6
- Siemann, E., Haarstad, J., & Tilman, D. (1997). Short-term and long-term effects of burning on oak savanna arthropods. *American Midland Naturalist*, 349-361.
- Smith, M. A., Turner, M. G., & Rusch, D. H. (2002): The effect of military training activity on eastern lupine and the Karner blue butterfly at Fort McCoy, Wisconsin, USA. *Environmental Management*, 29(1), 102-115.
- Společnost pro ochranu motýlů (2014): Lepidoptera - monitoring a mapování VÚ Brdy. ex: AOPK ČR 2018. Nálezová databáze ochrany přírody.. [on-line databáze; portal.nature.cz]. [cit. 2018-08-11]
- Ter Braak, C., & Šmilauer, P. (2012): Canoco Reference Manual and User Guide to Canoco for Windows: Software for Canonical Community Ordination (Version 5.0). Microcomputer power, Ithaca, NY.
- Tropek R., & Řehounek J. (2012): Bezobratlí postindustriálních stanovišť: význam, ochrana a management. ENTÚ BC AV ČR & Calla, České Budějovice. 147 s. ISBN: 978-80-86668-23-9
- Tropek, R., Kadlec, T., Karesova, P., Spitzer, L., Kocarek, P., Malenovsky, I., & Konvicka, M. (2010): Spontaneous succession in limestone quarries as an effective restoration tool for endangered arthropods and plants. *Journal of Applied Ecology*, 47(1), 139-147.
- Valkó, O., Deák, B., Magura, T., Török, P., Kelemen, A., Tóth, K., Horváth R., Nagy D. D., Debnár Z., Zsigrai G., Kapocsi I., Tóthmérész B., & Kapocsi, I. (2016): Supporting biodiversity by prescribed burning in grasslands — A multi-taxa approach. *Science of the Total Environment*, 572, 1377-1384.
- Voska, V. (2017): Vliv vojenské činnosti na diverzitu a výskyt plazů v CHKO Brdy. Diplomová práce. Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích. České Budějovice. Vedoucí práce: Michal Berec.
- Vrabec V. (2011): Inventarizační průzkum NPR Žofinka (entomologická část). s. 29.(ex: AOPK ČR 2018. Nálezová databáze ochrany přírody. [on-line databáze; portal.nature.cz]. [cit. 2018-08-11]
- Warren, S. D., & Büttner, R. (2008a): Active military training areas as refugia for disturbance-dependent endangered insects. *Journal of Insect Conservation*, 12(6), 671-676.
- Warren, S. D., Holbrook, S. W., Dale, D. A., Whelan, N. L., Elyn, M., Grimm, W., & Jentsch, A. (2007): Biodiversity and the heterogeneous disturbance regime on military training lands. *Restoration Ecology*, 15(4), 606-612.
- Warren, S. D., Scifres, C. J., & Teel, P. D. (1987): Response of grassland arthropods to burning: a review. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 19(2), 105-130.
- Warren, S.D., & Büttner, R. (2008b): Relationship of endangered amphibians to landscape disturbance. *Journal of Wildlife Management* 72:738–744.

York, A. (1999): Long-term effects of frequent low-intensity burning on the abundance of litter-dwelling invertebrates in coastal blackbutt forests of southeastern Australia. *Journal of Insect Conservation*, 3(3), 191-199.

Zentelis, R., & Lindenmayer, D., (2015): Bombing for Biodiversity: Integrating the Military Training and Environmental Values of Military Training Areas. *Conservation Letters*, 8(4), 299–305.

Zografou, K., Swartz, M. T., Tilden, V. P., McKinney, E. N., Eckenrode, J. A., & Sewall, B. J. (2017): Severe decline and partial recovery of a rare butterfly on an active military training area. *Biological Conservation*, 216, 43-50.